

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ





ДЖАГДИШ ЧАНДРА БОС
(1858—1937)

ДЖАГДИШ ЧАНДРА БОС

ИЗБРАННЫЕ
ПРОИЗВЕДЕНИЯ
ПО РАЗДРАЖИМОСТИ
РАСТЕНИЙ

в двух томах

I

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

профессор И. И. ГУНАР

РЕДАКТОР-СОСТАВИТЕЛЬ

А. М. СИНЮХИН



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1964

СЕРИЯ «КЛАССИКИ НАУКИ»

Основана академиком *С. И. Вавиловым*

Редакционная коллегия:

академик *И. Г. Петровский* (председатель), академик *А. А. Имшенецкий*, академик *Б. А. Казанский*, член-корреспондент АН СССР *Б. Н. Делоне*, член-корреспондент АН СССР *Б. М. Кедров*, профессор *В. П. Зубов*, профессор *И. В. Кузнецов* (зам. председателя), профессор *А. В. Лебединский*, профессор *Л. С. Полак*, профессор *Н. А. Фигуровский*, профессор *И. И. Шафрановский*



*Моим соотечественникам
посвящается эта работа*

РЕАКЦИЯ В ЖИВОМ И НЕЖИВОМ



*Действительность одна,
мудрые люди называют ее по-разному*

Р И Г В Е Д А

Предисловие

В настоящей работе^[1] объединены и собраны результаты, часть которых опубликована в следующих статьях:

«De la généralité des phénomènes moléculaires produits par l'électricité sur la matière inorganique et sur la matière vivante» (Travaux du Congrès International de Physique, Paris, 1900);

«On the Similarity of Effect of Electrical Stimulus on Inorganic and Living Substances» (Report, Bradford Meeting British Association, 1900 — Electrician);

«Response of Inorganic Matter to Stimulus» (Friday. Evening Discourse, Royal Institution, May, 1901);

«On Electric Response of Inorganic Substances. Preliminary Notice» (Royal Society, June 1901);

«On Electric Response of Ordinary Plants under Mechanical Stimulus» (Journal Linnean Society, 1902);

«Sur la réponse électrique dans les métaux, les tissus animaux et végétaux» (Société de Physique, Paris, 1902);

«On the Electromotive Wave accompanying Mechanical Disturbance in Metals in Contact with Electrolyte» (Proceeding of the Royal Society, vol. 70)^[2];

«On the Strain Theory of Vision and of Photographie Action (Journal Royal Photographic Society, vol. XXVI)^[3].

Эти исследования начаты в Индии. Я пользуюсь случаем, чтобы выразить мою большую признательность директору Королевского института за предоставленную возможность завершить их в Фарадеевской лаборатории^[4].

Дж. Ч. Бос

*Деви-Фарадеевская лаборатория
Королевского института
Лондон, май 1902 г.*

Глава I

МЕХАНИЧЕСКИЙ ОТВЕТ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ

*Механический ответ — Различного рода раздражители — Миограф —
Характеристики ответной кривой: период, амплитуда, форма — Видоиз-
менение ответных кривых*

Одним из наиболее поразительных эффектов внешнего нарушения, произведенного определенным образом в живом существе, является изменение его формы. Так, мышца сжимается при сдавливании. Внешнее нарушение, вызвавшее это изменение, называется раздражителем. Считают, что тело, которое способно отвечать подобным образом, является раздражимым или возбудимым. Таким образом, раздражители создают состояние возбуждаемости, которое иногда может выражаться в изменении формы.

Механический ответ на различные раздражители. Такая реакция на раздражитель наблюдается даже у низших организмов — у некоторых амeboидных, например ризопод. Эти комковатые протоплазматические тела, обычно удлинённые во время ползания, при механическом раздражении сжимаются, приобретая круглую форму. Если вместо механического повреждения применяется воздействие солевого раствора, они сжимаются так же. Подобный же эффект вызывается внезапным освещением, повышением температуры или электрическим ударом. Таким образом, живое существо можно привести в возбуждённое состояние механическим, химическим, температурным, электрическим или световым раздражителями. Не только раздражённый участок показывает влияние раздражения, но иногда это влияние может быть распространено даже на значительное расстояние. Способность проведения раздражения хотя и свойственна для всех живых существ, но проявляется в самой различной степени. В то время как в некоторых формах животной ткани возбуждение передается медленно и только в точки, находящиеся в близком соседстве, в других формах, как, например, в нервах, проводимость очень быстрая и распространяется на большое расстояние.

Видимый способ ответа, выраженный изменением формы, может быть лучше всего изучен на мышце. Когда ее сдавят или пропустят через нее

электрический удар, мышца становится короче и толще. Таким образом вызывается ответное сокращение. Затем возбужденное состояние исчезает, и видно, что мышца расслабляется до своей нормальной формы.

Механический самописец. При сокращении мышцы эффект оказывается очень быстрым, сокращение происходит в слишком короткое время для детального наблюдения обычными способами. В связи с этим используется

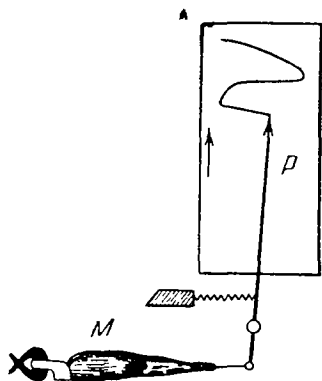


Рис. 1. Механический рычаг регистратора

Мышца *М* с прикрепленной костью надежно держится у одного конца, другой конец соединяется с писчиком. При действии раздражителя сокращающаяся мышца тянет рычаг и двигает писчик направо на движущейся регистрирующей поверхности *Р*. Когда мышца восстановится после сокращения, писчик вернется в свое первоначальное положение. См. на *Р* запись мышечной кривой

миографическая аппаратура, при помощи которой изменения в мышце саморегистрируются. Таким образом мы наблюдаем историю этого изменения и восстановление от изменения. Мышца привязывается к одному концу пишущего рычага. Когда она сокращается, писчик чертит запись в виде точек в одном направлении, например направо. Длина этой записи зависит от степени сокращения. Полоса бумаги или вращающаяся поверхность барабана движется с равномерной скоростью под прямым углом к направлению движения писчика. Когда мышца восстанавливается после раздражения, она расслабляется до первоначальной формы, и писчик движением налево, возвращаясь к своему начальному положению, чертит кривую восстановления. Кривая вычерчивается таким образом: восходящий ее участок обуславливается сокращением, а нисходящий участок — расслаблением или восстановлением мышцы. Ордината кривой представляет интенсивность ответа, а абсцисса — время (рис. 1).

Характеристики ответной кривой: 1 — период, 2 — амплитуда, 3 — форма. Как колебание звука характеризуется его периодом (1), амплитудой (2), формой (3), точно по таким же признакам различаются ответные кривые.

Что касается периода, то имеются очень большие его изменения, соответствующие функциональной деятельности мышцы. Например, у черепахи он может длиться секунду, тогда как в мышце крыла многих насекомых он составляет всего $\frac{1}{300}$ сек. «Вероятно, как предложено Германом, животное царство можно постепенно распределить от насекомых с чрезмерно быстрыми сокращениями к черепахам и зимнеящей соне с медленными сокращениями»¹. Различия в форме и амплитуде кривой хорошо иллюстрируются

¹ B i e d e r m a n n. Electro-physiology, p. 59 [6].

разными мышцами черепахи. Кривая для мышцы шеи, используемой для быстрого поворота головы при приближении опасности, совершенно отличается от кривой грудной мышцы того же животного, используемой для его медлительных движений.

С другой стороны, прогрессивные изменения в одной и той же мышце хорошо видны в последовательных изменениях формы ответных кривых. Например, в умирающей мышце при следующих друг за другом ответах амплитуда непрерывно уменьшается, и сами ответные кривые вытягиваются. Позже будут показаны многочисленные иллюстрации действия, произведенного различными агентами, на изменение формы кривой, увеличение возбудимости или угнетение.

Таким образом, записи этих ответов дают нам способ изучения действия раздражителя на ткани (преимущественно механическое сокращение) и видоизменения ответа при различных внешних условиях. Однако имеются другого рода ткани, где возбудимость, произведенная раздражителем, не проявляется в видимой форме. Для того чтобы изучить их, мы должны использовать совсем иной метод — метод электрического ответа.

Глава II

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ ОТВЕТ

Условия для получения электрического ответа:— Метод повреждения — Ток повреждения — Поврежденный конец — купродный, неповрежденный — цинкродный — Ток ответа в нерве от более возбужденного к менее возбужденному концу — Трудности настоящей терминологии — Электрический регистратор — Два типа ответа — положительный и отрицательный — Универсальное применение электрического метода ответа — Электрический ответ как критерий физиологической активности — Электрический ответ в растениях

В отличие от мышцы ствол нерва при механическом или электрическом возбуждении не испытывает какого-либо видимого изменения [6]. Что нерв приходит в возбужденное состояние и что он проводит возбуждение, это обнаруживается сокращением соединенной с ним мышцы, служащей индикатором. Но возбудительный эффект, произведенный в нерве раздражителем, можно также обнаружить электрическим методом. Если взять изолированный отрезок нерва и создать два контакта на его поверхности посредством неполяризующихся электродов *A* и *B*, соединив их с гальванометром, электрический ток не будет наблюдаться, поскольку электроды *A* и *B* находятся в одинаковых физико-химических условиях, т. е. эти две точки являются изоэлектрическими.

Если теперь нерв возбудить раздражителем, будут вызваны одинаковые нарушения как в точке *A*, так и в точке *B*. Если, далее, эти нарушения достигают *A* и *B* почти одновременно, вызывая какое-нибудь электрическое изменение, значит подобные изменения имеют место в обеих точках и, таким образом, относительная разность между ними равна нулю, а поэтому гальванометр еще не покажет тока (см. рис. 2а). Этот нуль-эффект обуславливается балансирующим действием токов.

Условия для получения электрического ответа. Если затем мы захотим обнаружить ответ при помощи гальванометра, одно из средств сделать это заключается в нарушении данного баланса, что может быть достигнуто превращением одной из двух точек, скажем *B*, в более или менее постоянно реагирующую. В этом случае раздражитель вызовет большее электрическое

нарушение в реагирующей точке, скажем A , и это будет показано гальванометром в виде ответного тока. Чтобы сделать точку B менее реагирующей, мы можем повредить ее поперечным надрезом, ожогом или действием сильного химического реактива.

Ток повреждения. Мы еще вернемся к теме электрического ответа, а пока необходимо сказать несколько слов относительно электрического нарушения, вызываемого повреждением. Поскольку физико-химические условия

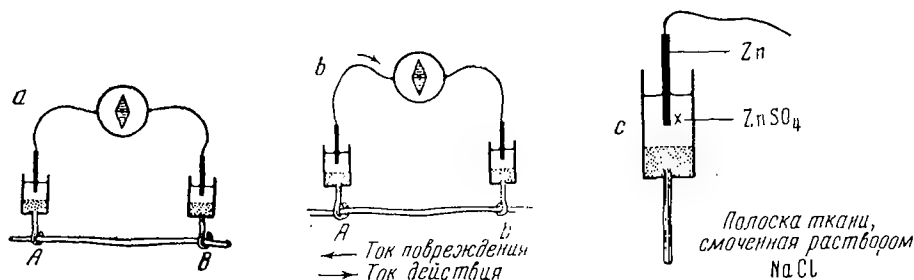


Рис. 2. Электрический метод обнаружения ответа нерва

a — изоэлектрические контакты; в гальванометре нет тока; b — конец B поврежден; направление тока повреждения от B к A ; раздражение дает возрастание тока действия от A к B ; c — неполяризуемый электрод

неповрежденной точки A и поврежденной точки B не являются теперь одинаковыми, из этого следует, что их электрические состояния стали также различными. Они больше не изоэлектричны. Таким образом, между ними имеется более или менее постоянная или покоящаяся разность электрических потенциалов. Найдено, что ток — ток повреждения — в *нерве* течет от поврежденного участка к неповрежденному, а в гальванометре через электрические контакты — от неповрежденного к поврежденному. Поскольку в дальнейшем не имеется нарушений, этот ток повреждения остается приблизительно постоянным и поэтому его иногда называют «током покоя» (рис. 2*b*).

Известно, что участок живой ткани, неодинаково поврежденный с двух концов, действует подобно медному или цинковому электродам гальванического элемента. Поскольку существует некоторая путаница — действует ли поврежденный конец подобно цинковому или подобно медному электроду, этот вопрос необходимо рассмотреть детально.

Если мы соединим два прутика, цинковый и медный, в металлический контакт и, далее, если точки A и B соединим полоской материи S , смоченной соевым раствором, то увидим, что имеется гальванический элемент. Ток будет идти от точки B к A в металле (рис. 3*a*) и от A к B через электролит S .

Или вместо соединения точек A и B одной полоской материи S мы можем соединить их двумя полосками SS' , ведущими к неполяризующимся электродам EE' . Тогда будет наблюдаться такой же ток, как и раньше, т. е. от точки B к точке A в металлической части и от A через SS' к B (провод W вводится как бы в электролитическую часть цепи). Если теперь ввести гальванометр в точку O , ток потечет от B к A через гальванометр, т. е. справа налево. Но если мы вставим гальванометр в электролитическую часть цепи,

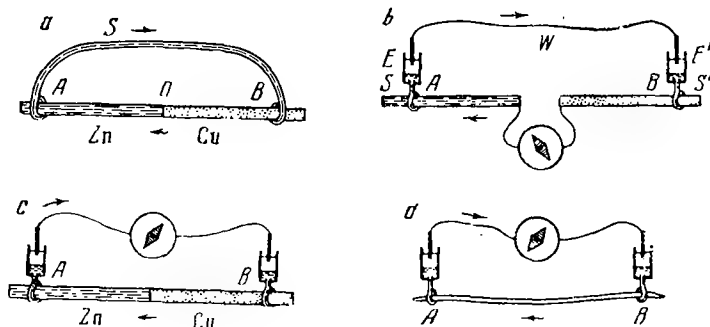


Рис. 3. Диаграмма, показывающая соотношение между поврежденным (B) и неповрежденным (A) контактами в нерве и Cu и Zn в гальваническом элементе

Сравнение c и d покажет, что поврежденный конец B в d соответствует Cu в c

т. е. в W , то окажется, что тот же ток потечет в противоположном направлении. Если гальванометр введен, как изображено на рис. $3c$, и ток в гальванометре течет слева направо, то металлом, присоединенным с левой стороны, является цинк.

Сравним рис. $3d$, где AB есть нерв, у которого конец B поврежден. Ток в гальванометре через неполяризующиеся электроды потечет слева направо. Неповрежденный конец поэтому можно сравнить с цинком в гальваническом элементе, тогда как поврежденный является медноподобным, или купроидным¹.

Если электрические свойства, скажем цинка в гальваническом элементе (рис. $3c$), подвергнуть какому-нибудь изменению (ниже я покажу, что это может быть вызвано молекулярным разрушением), тогда существующая разность потенциалов между точками A и B также подвергнется изменению. Если, например, электрические свойства точки A приблизятся к электрическим свойствам точки B , разность потенциалов уменьшится и ток, который был в цепи, будет уменьшаться, или претерпевать отрицательное изменение.

¹ В некоторых физиологических руководствах делалось много неправильных выводов, основанных на предположении, что поврежденный конец является цинкоподобным.

Ток действия. Мы видели, что ток повреждения — иногда известный как «ток покоя» — течет в нерве от поврежденного участка к неповрежденному и что поврежденный участок *B* является в таком случае менее возбудимым, чем неповрежденный участок *A*. Если теперь нерв возбуждается, больший эффект производится в участке *A* и существующая разность потенциалов может уменьшаться с логически вытекающим уменьшением тока повреждения. Во время раздражения поэтому нерв показывает отрицательное изменение электрического тока. Мы можем выразить это иначе, говоря, что ток действия возникал в ответ на раздражение и действовал в обратном направлении к току повреждения (рис. 2*b*).

Ток действия в нерве течет из относительно более возбужденного к относительно менее возбужденному участку.

Трудности настоящей терминологии. Мы позже будем иметь дело с методом, с помощью которого ответный ток действия наблюдается без какого-нибудь предшествующего тока повреждения. Отрицательное изменение не имеет тогда значения. Или, с другой стороны, ток повреждения может иногда изменять направление (см. сноску на стр. 19). Из-за этих соображений необходимо иметь другие формы выражения, которыми, однако, можно определять направление ответного тока. Придерживаясь терминов старой физиологии, мы можем тогда назвать «отрицательным» тот ток, который течет от более возбужденного к менее возбужденному участку. Или, помня факт, что неповрежденный контакт действует, как цинк в гальваническом элементе, мы можем назвать его «цинкоидным» и поврежденный контакт — «купроидным». Можно сказать, что раздражение неповрежденного конца, приближая его к состоянию поврежденного, производит купроидные изменения.

Электрическое изменение, произведенное раздражением в нормальном нерве, поэтому может быть вызвано следующим: или там было отрицательное изменение, или там был ток действия, распространявшийся от более возбужденного к менее возбужденному, или раздражение производило купроидное изменение.

Возбуждение, или молекулярное нарушение, произведенное раздражителем, имеет, таким образом, сопутствующее электрическое выражение. Когда возбудимая ткань возвращается к своему первоначальному состоянию, т. е. в ней исчезает возбужденное состояние, постепенно исчезает и ток действия ¹.

¹ «Возбуждающая причина способна производить частичную молекулярную перегруппировку в нерве; это характеризует состояние возбуждения и сопровождается местными электрическими изменениями в качестве установленного физического спутника...

Как нам известно в настоящее время, возбужденное состояние, вызванное раздражителем, проявляет себя в нервном волокне изменениями ЭДС. Состояние такой возбудимой живой ткани, как нерв, предполагает наличие молекулярного состояния — устойчивого

Движение стрелки гальванометра в период возбуждения ткани, таким образом, показывает молекулярное нарушение, вызванное раздражителем, а постепенное движение назад отклоненной стрелки гальванометра показывает молекулярное восстановление.

Это кратковременное электрическое изменение составляет «ответ», и его интенсивность изменяется при изменении раздражителя.

Электрический регистратор. Мы имеем, таким образом, метод получения кривых электрического ответа. В основном он не очень отличается от механического метода. В этом случае мы используем магнитный рычаг (рис. 4а), т. е. стрелку гальванометра, которая отклоняется электромагнитным напряжением тока, порожденного действием раздражителя, точно так же, как механический рычаг отклонялся механическим напряжением мышечного сокращения при действии раздражителя.

Сопровождающая диаграмма (рис. 4б) показывает, что при действии раздражителя ток покоя подвергается кратковременному

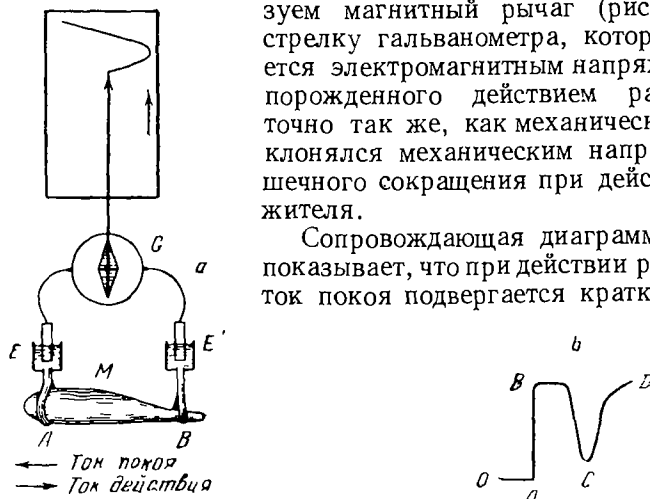


Рис. 4. Электрический регистратор

а М — мышца, А — неповрежденный, В — поврежденный концы; EE' — неполяризующиеся электроды, соединяющие А и В с гальванометром G. Раздражитель производит «отрицательное изменение» тока покоя. Писчик, соединенный со стрелкой гальванометра, пишет кривую на движущейся бумаге (на практике, движущийся световой «зайчик» гальванометра чертит кривую на фотопластинке). Восходящая часть кривой показывает действие раздражителя; нисходящая часть — восстановление; б' 0 — нуль — положение гальванометра, повреждение производит отклонение АВ; раздражитель уменьшает это отклонение к С, CD — восстановление

равновесия. Это равновесие можно легко нарушить внешним действием, раздражителем, но термин «устойчивый» означает, что изменение в любом направлении должно смениться изменением противоположного характера, тем самым вызывая возвращение живой структуры к ее первоначальному состоянию. Таким образом, продолжение электрического проявления возбужденного состояния зависит от времени, в течение которого внешний агент способен вывести из равновесия и сохранить в новом положении живое равновесие, и если оно чрезвычайно краткое, тогда ответ ткани вызывает такое проявление, при котором возвращение в прежнее состояние происходит в очень короткий срок». — «Text-book of Physiology», Ed. by Schäfer, II, p. 453 [7].

уменьшению и что после прекращения действия раздражителя ткань постепенно восстанавливается, что проявляется в возвращении стрелки гальванометра к первоначальному положению.

Два типа ответа — положительный и отрицательный. Здесь можно добавить, что хотя раздражитель вообще производит уменьшение тока покоя, или отрицательное изменение (например, у мышц и нервов), однако в определенных случаях имеется увеличение тока покоя, или положительное изменение. Это проявляется в ответе сетчатки на свет. С другой стороны, ткань, нормально дающая отрицательное изменение, может испытывать молекулярные нарушения, после которых она дает положительное изменение. Так, Уоллер нашел, что свежий нерв всегда дает отрицательное изменение, а несвежий нерв иногда дает положительное, и что свежая сетчатка дает положительное, а несвежая — отрицательное изменение. Таким образом, имеем два типа ответа:

1. *Отрицательное изменение.* Ток действия от более возбужденного участка к менее возбужденному — купроидное изменение при возбуждении — например, свежие мышца и нерв, несвежая сетчатка.

2. *Положительное изменение.* Ток действия от менее возбужденного к более возбужденному — цинкоидное изменение при возбуждении — например, несвежий нерв, свежая сетчатка¹.

Из этого следует, что электрический ответ живой материи при действии раздражителя является фактом существенного значения, а знак плюс или минус имеет второстепенную важность.

Универсальное применение метода электрического ответа. Этот метод получения электрического ответа применяется ко всем живым тканям, и на примере с мышцей, где механический ответ является также доступным, найдено, что электрическая и механическая записи оказываются практически тождественными.

Две ответные кривые, представленные в сопровождающей диаграмме (рис. 5) и полученные от одной и той же мышцы двумя методами одновременно, ясно это показывают. Таким образом, мы видим, что электрический ответ может не только заменить механическую запись, но имеет дополнительное преимущество в том, что может быть применим в тех случаях, когда последний метод не может быть использован.

¹ Должен здесь кратко упомянуть одно осложнение, которое могло произойти от рассматривания тока повреждения как регистрирующего тока и определения ответного тока как положительного или отрицательного в связи с этим. Если бы этот ток повреждения оставался всегда неизменным по направлению — т. е. от поврежденного к неповрежденному, — то не имело бы источника неопределенности. Но часто обнаруживается, например в сетчатке, что ток повреждения испытывает обратный ход, т. е. течет в обратном направлении по сравнению с начальным. В этом случае направление тока — от неповрежденного к поврежденному участку вместо противоположного. Таким образом может возникать путаница. Такие недоразумения могут, однако, не случаться, если мы назовем ток ответа по направлению к более возбужденному *положительным*, а к менее возбужденному — *отрицательным*.

Электрический ответ — критерий физиологической активности. Электрические изменения считаются физиологическими, или характерными для живой ткани, так как любые условия, которые повышают физиологическую активность, также *попутно* увеличивают их интенсивность. С другой стороны,

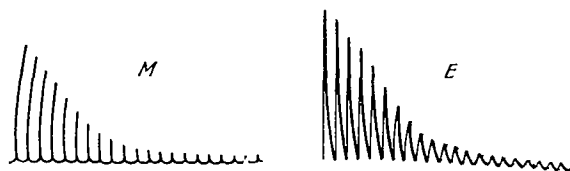


Рис. 5 Одновременная запись механического (М) и электрического (Е) ответов мышцы лягушки (по Уоллеру)

когда ткань убивается ядом, электрический ответ исчезает, при этом ткань переходит в нереагирующее состояние. Анестетики, подобно хлороформу, постепенно снижают и наконец совсем уничтожают электрический ответ.

Из наблюдаемых фактов — живая ткань дает ответ, тогда как мертвая

убитая ткань не дает — делается вывод, что феномен ответа является свойством только живого организма¹. Ответный феномен, который мы изучали, рассматривается поэтому как следствие некоторой неизвестной сверхфизической «жизненной» силы и, таким образом, направлен в область вне физического исследования.

Однако, может быть, эта оговорка не оправдывается; по крайней мере, пока мы не исследуем целый ряд физических действий, невозможно определенно утверждать, что особый класс явлений по самой своей природе лежит за категорией естественного объяснения.

Электрический ответ в растениях. Однако прежде, чем мы приступим к исследованию того, являются ли эти ответы следствием некоторого физического свойства материи или нет, и встречаются ли они в неорганических веществах, возможно будет целесообразным рассмотреть, не соответствуют ли они явлениям в переходном мире растений. Таким образом, мы перейдем от изучения ответа в высокоорганизованных животных тканях к ответам, даваемым при простейших жизненных условиях.

Электрический ответ был найден Мунком^[9], Бердон-Сандерсоном^[10] и др.^[7], которые работали с чувствительными растениями. Но интересно

¹ «Электрический признак жизни... Изолированная мышца проявляет признаки жизни сокращением, когда раздражается. Одиночный нерв, соединенный с терминальными органами, проявляет признаки жизни посредством мышцы, которая прямо или рефлекторным путем приводится в движение, когда раздражается нервный ствол. Но такой нерв, отделенный от его природных терминальных пунктов, изолированный от организма, при возбуждении не проявляет признака жизни в химической форме или в ритмических изменениях, и имеется единственное средство — электрическое изменение, которым мы можем установить, живой он или не живой... Главным и наиболее точным признаком жизни, следовательно, является электрический ответ» (Waller. Цит. по Brain, p 3, 4, Spring, 1900 [8]).

знать, ограничиваются ли эти ответы растениями, имеющими такие замечательные механические движения, и не встречаются ли они также у обычных растений, где видимые движения совершенно отсутствуют. В связи с этим Кункел наблюдал электрические изменения при повреждении или сгибании стеблей обычных растений¹. Моя собственная попытка, однако, относилась не к получению простых качественных ответов, но скорее к выяснению: можно ли обнаружить во всем цикле ответных явлений параллелизм между животными и растениями. Иными словами, я хотел знать по отношению к растениям, какая имеется связь между интенсивностью раздражителей и соответствующим ответом; какие имеются явления наложения раздражителя; наблюдается ли утомление и каким способом оно оказывает действие на ответ; каково действие крайних температур на ответ; и наконец, что делается с нервом и мышцей, если химические реагенты (стимулирующие, анестезирующие и опасные яды) оказывают какое-нибудь действие на изменение ответа растений. Если будет выявлено, что электрический ответ служит прямым показателем физиологической активности растений, тогда можно будет удачно решить многие проблемы в физиологии растений, которые в настоящем представляют много экспериментальных трудностей.

С животными тканями эксперименты выполняются при большом числе неизбежных трудностей. Изолированная ткань, например, претерпевает неизвестные изменения, неотделимые от быстрого наступления смерти. Растения имеют огромное преимущество в этом отношении, так как они поддерживают свою жизнеспособность неизменной в течение очень продолжительного времени. Кроме того, в животных тканях жизненные условия очень сложны. Такие существенные факторы, которые могут изменить ответ, следовательно, лучше определять при более простых условиях, какие имеются у растений.

В следующих главах будет показано, что феномены ответа проявляются не только растениями, но также неорганическими веществами и что ответы изменяются при различных условиях точно таким же образом, как ответы животных тканей. Для того чтобы показать, насколько поразительными являются эти сходства, я буду помещать рядом для сравнения ответы животных тканей и ответы, которые я получал у растений и неорганических веществ.

В качестве электрических ответов животных тканей я возьму самые последние и наиболее совершенные примеры из записей, сделанных Уоллером^[8].

Однако прежде, чем мы сможем получить удовлетворительные результаты относительно ответа растения, требуется преодолеть многие экспериментальные трудности. Ниже мы приступаем к описанию того, как они были преодолены².

¹ Кункел [¹¹] считал, что электрическое явление — это следствие движения воды по ткани. Будет показано, что это объяснение необоснованно.

² В этих экспериментах мне оказал очень большую помощь мой ассистент Дж. Булл.

Глава III

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ ОТВЕТ В РАСТЕНИЯХ — МЕТОД ОТРИЦАТЕЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ

Отрицательное изменение — Регистратор ответа — Фотографический регистратор — Компенсатор — Способы градуирования интенсивности раздражителя — Прерывающийся и торсионный вибраторы — Интенсивность раздражителя, зависящая от амплитуды вибрации — Эффективность раздражителя, зависящая от скорости

Сначала я постараюсь показать, что электрический ответ вызывается в растениях в процессе возбуждения ¹.

В опытах для обнаружения электрического ответа лучше использовать неэлектрические формы раздражителя, так как в этом случае имеется уверенность, что наблюдаемый ответ является всецело следствием реакции на раздражитель и нет простой утечки стимулирующего тока через ткань, что может быть в случае с электрическим раздражителем. На этом основании механическая форма раздражения является наиболее подходящей.

Мы находим, что все части живого растения в большей или меньшей степени дают электрический ответ. Однако некоторые части растения дают более сильный ответ, чем другие. В благоприятных случаях мы можем иметь изменение ЭДС до 0,1 в. Однако следует отметить, что ответ, являясь функцией физиологической активности растения, должен подвергаться изменениям в различные сезоны года. Каждое растение имеет свой сезон максимальной отзывчивости. Например, листовой черешок каштана показывает довольно сильный ответ весной и летом, но с приближением осени он умень-

¹ Предварительное описание электрического ответа в растениях дано в конце моей статьи «Электрический ответ неорганических веществ», прочитанной перед Королевским обществом 6 июня 1901 г., а также в вечерней лекции в пятницу в Королевском институте. Более полное описание дается в моей статье «Электрический ответ в обычных растениях при механическом раздражении», прочитанной перед Линнеевским обществом 20 марта 1902 г.

Я благодарю Королевское общество и Линнеевское общество за разрешение воспроизвести несколько моих диаграмм, опубликованных в их трудах. Дж. Ч. Б. [12].

шается. Приводим список видов, которые, как было найдено, показывают довольно хороший ответ.

К о р е н ь — морковь (*Daucus carota*), редька (*Raphanus sativus*).

С т е б е л ь — герань (*Pelargonium*), виноград (*Vitis vinifera*).

Ч е р е ш о к л и с т а — каштан (*Aesculus hippocastanum*), турнепс (*Brassica napus*), цветная капуста (*Brassica oleracea*), сельдерей (*Apium graveolens*), эухарис лилейный (*Eucharis amazonica*).

Ц в е т о н о ж к а — ригардия (*Richardia africana*).

П л о д — баклажан (*Solanum melongena*).

Отрицательное изменение. Взяв черешок листа турнепса, мы убиваем участок В на его поверхности несколькими каплями сильной щелочи,

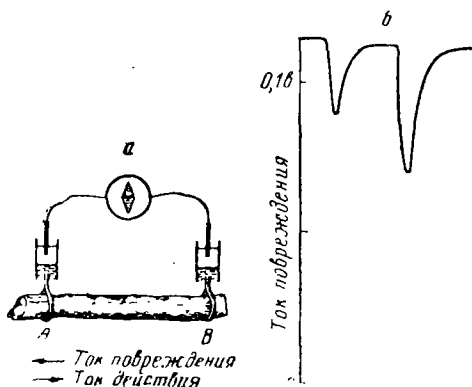


Рис. 6. *a* — Опыт по выявлению электрического ответа в растениях методом отрицательного изменения; *b* — ответы в черешке листа турнепса на стимулы двух последовательных ударов, второй сильнее

Контакты А и В на расстоянии около 2 см, В — поврежденный. Растение раздражалось ударом между А и В; раздражитель действует на А и В, но из-за повреждения В действие у А сильнее, и происходит отрицательное изменение благодаря различному действию в этих точках

точках

при этом участок А остается неповрежденным. Можно видеть, что в черешке ток течет от поврежденного В к неповрежденному А, как было найдено в случае животной ткани. Разность потенциалов зависит от состояния растения и сезона, в который с ним работали.

В описанном опыте ее значение равнялось 0,13 в (рис. 6а). Затем резко ударяли по черешку, происходило внезапное уменьшение, или от-

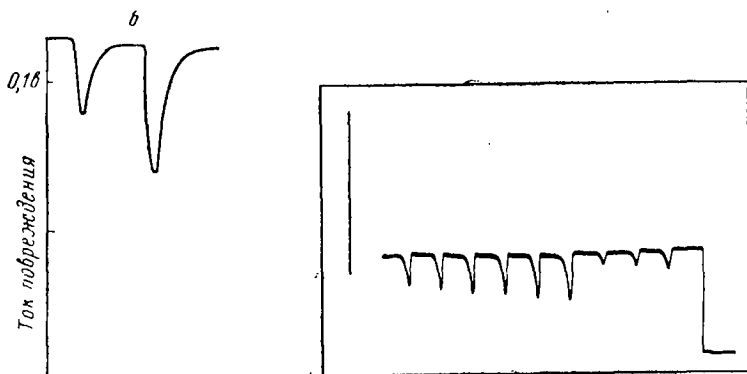


Рис. 7. Запись ответов в растении (черешок листа цветной капусты) методом отрицательного изменения

Первые три записи — для интенсивности раздражителя в единицу; следующие шесть — для интенсивности, вдвое большей, последующие ответы проявляют утомление. Вертикальная линия слева изображает 0,1 в. Запись следует читать справа налево

рицательное изменение тока, при этом потенциал покоя уменьшился на 0,026 в. Второй, более сильный удар производил повторный ответ, вызывая уменьшение разности потенциала на 0,047 в (рис. 6b). Приводимый рисунок является фотографической записью другой ответной кривой (рис. 7). Первые три ответа вызваны раздражителями одинаковой интенсивности, а следующие шесть ответов — интенсивностью, почти вдвое сильнее. Отметим, что в последних ответах проявляется утомление. В следующей главе будут описаны другие опыты, которые покажут окончательно, что ответ — это не следствие какого-нибудь случайного обстоятельства,

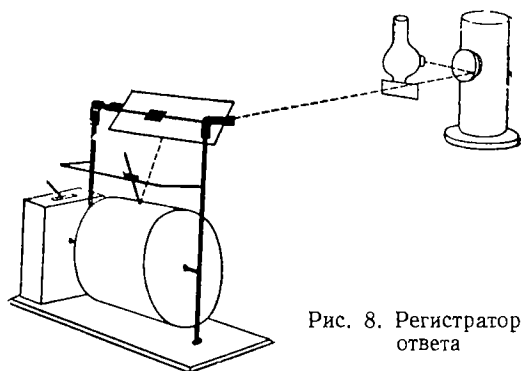


Рис. 8. Регистратор ответа

а прямой результат раздражения. Но сначала опишем экспериментальные схемы и метод получения графических записей.

Регистратор ответа. Используемый чувствительный гальванометр Д'Арсонваля с малой инерцией имел период полного колебания при экспериментальных условиях около 11 сек. [12]. Ток 10^{-9} а производит отклонение в 1 мм на расстоянии 1 м. Для быстрого и точного метода получения

записей нами предложена следующая форма регистрации ответа (рис. 8). Кривые получают непосредственно на вращающемся барабане при помощи отклоняющейся точки света от гальванометра. Барабан, на который наворачивается бумага для получения записи, вращается часовым механизмом. При этом предусмотрена различная скорость оборотов с помощью часового регулятора или изменения размера передаточного колеса. «Зайчик» гальванометра отбрасывается на барабан наклонным зеркалом. Отклонение гальванометра происходит в правом углу к движению бумаги. Перо, соединенное с кареткой, опирается на пишущую поверхность. Как отмечено раньше, отклонение гальванометра происходит параллельно барабану, и пока растение не раздражается, перо, совпадая с неподвижным «зайчиком» гальванометра на вращающейся бумаге, чертит прямую линию. Если при раздражении отклонение «зайчика» света чертится движением каретки, которая держит перо, получится восходящий участок ответной кривой. «Зайчик» гальванометра затем более или менее постепенно возвратится к своему первоначальному положению, и та часть кривой, которая чертится в течение этого процесса, составляет восстановление. Ордината этих кривых представляет изменение ЭДС, абсцисса — время.

Мы можем калибровать значения отклонений применением известной

ЭДС в цепи от компенсатора, что позволит определить их. Скорость хода часов предварительно регулируется так, что скорость записывающей поверхности равна, например, точно 1 дюйму в минуту. Конечно, эту скорость можно увеличить, чтобы приспособить специально к опыту, иногда она равняется 6 дюймам в минуту. Таким простым способом можно сделать очень точные записи. Этот метод имеет дополнительное преимущество, которое дает возможность сразу видеть, является ли пробный экземпляр подходящим для цели исследования. В сравнительно короткое время этим способом можно получить большое количество записей.

Фотографический регистратор. Записи можно сделать фотографически. Часовой механизм движет фотографическую пластину с известной равномерной скоростью, и кривая чертится на пластине движущимся зайчиком света. Все записи, которые будут приведены, являются точными воспроизведениями записей, полученных двумя методами. Фотографические записи воспроизводятся на рисунках.

Компенсатор. Поскольку ответы вызываются *изменением* тока повреждения, а ток повреждения может быть сильным, и зайчик света падает выше записывающей поверхности, можно использовать потенциометр, т. е. балансирующее устройство, которым компенсируется разность потенциалов (рис. 9); изменения ЭДС, производимые раздражителем, получаются обычным способом. Как отмечено раньше, это компенсирующее устройство полезно также для калибрования значений отклонения ЭДС.

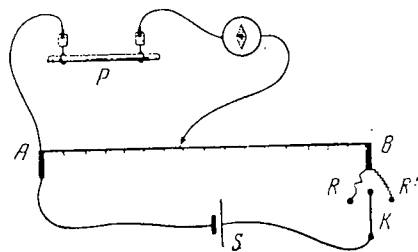


Рис. 9. Компенсатор

AB — натянутая проволока с присоединенными сопротивлениями *R* и *R'*, *S* — батарея. Когда ключ *K* поворачивается направо, одно деление шкалы равно 0,001 в, когда поворачивается налево, одно деление шкалы равно 0,01 в. *P* — растение

Способы градуирования интенсивности раздражителя. Для количественных измерений необходимо быть уверенным, что интенсивность последовательных раздражений является (1) постоянной или (2) способна постепенно увеличиваться на известные величины. Нет двух ударов, полученных от одной руки, которые будут совершенно одинаковыми. В связи с этим нами предложено два следующих метода раздражения, которые, как установлено, действуют удовлетворительно.

Прерывистый ударник. Он состоит (рис. 10) из пружины *S*, прикрепленного прута *R*, несущего на своем конце ударяющий молоток *T*. Выступающий прут-подъемник *L* проходит через *SR*. Он снабжается винтовой нарезкой, посредством которой регулируется его длина, выступающая вниз.

Как увидим, это делается для того, чтобы определить высоту удара. C — зубчатое колесо. Поскольку одна из ступенек движется мимо L , пружина поднимается и освобождается, а T наносит резкий удар. Высота подъема и, следовательно, интенсивность удара измеряется градуированной шкалой. Мы можем увеличивать интенсивность удара посредством разных факторов: 1) увеличением выступающей длины подъемника и 2) укорачиванием длины пружины за счет скользящей защелки. Мы можем производить изо-

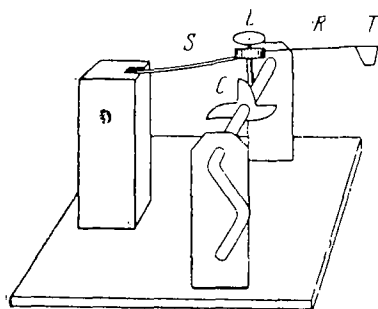


Рис. 10. Прерывистый ударник

лированные одиночные удары или накладывать серии в быстрой последовательности, смотря по тому, как движется колесо: медленно или быстро. Единственный недостаток ударного метода раздражения заключается в том, что в длительном опыте точка удара может повредиться. Вибрационный способ раздражения, который будет вскоре описан, не имеет такого недостатка.

Электрический ударник. Вместо простого механического ударника может быть использован электрический ударник.

Вибрационный раздражитель. Мы нашли, что скручивающая вибрация представляет другой очень эффективный метод раздражения (рис. 11). Стебель растения может быть закреплен в тиски V , свободные концы при этом держатся в трубках CC' , снаб-

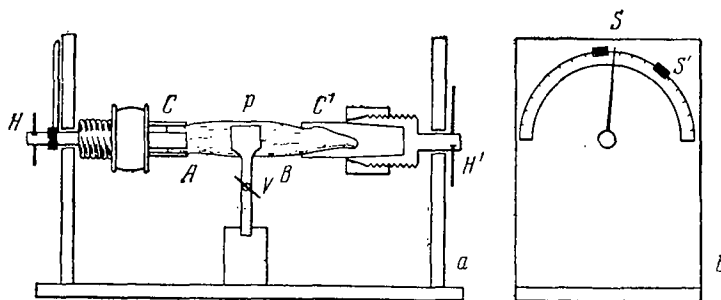


Рис. 11. Торзионный вибратор

a — Растение P надежно держится тисками V . Оба конца закрепляются держателями CC' . Посредством ручек HH' скручивающую вибрацию можно сообщить или концу A , или концу растения B . Вид сбоку (b) показывает, как амплитуда вибрации предопределяется подвижными ограничителями SS'

женных тремя скрепляющими тисками. Быструю скручивающую вибрацию¹ можно сообщить стеблю посредством держателя *H*. Амплитуда вибрации, определяющая интенсивность раздражителя, точно измеряется градуированной шкалой. Ее можно ограничить подвижными держателями *SS'*.

Интенсивность раздражителя зависит от амплитуды вибрации. Я сейчас опишу опыт, который показывает, что скручивающая вибрация является такой же эффективной, как и раздражение ударами, и что ее раздражающая

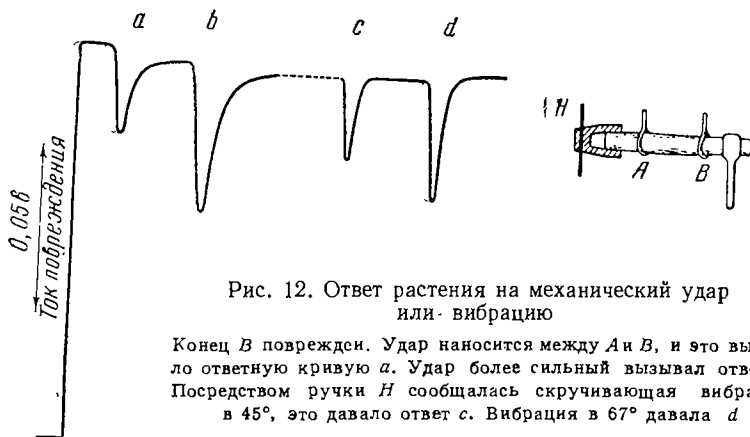


Рис. 12. Ответ растения на механический удар или вибрацию

Конец *B* поврежден. Удар наносится между *A* и *B*, и это вызвало ответную кривую *a*. Удар более сильный вызывал ответ *b*. Посредством ручки *H* сообщалась скручивающая вибрация в 45° , это давало ответ *c*. Вибрация в 67° давала *d*

интенсивность увеличивается с амплитудой вибрации, при этом длина стебля постоянна. Конечно, если длина образца удвоена, то вибрация должна иметь полный двойной угол для того, чтобы производить одинаковый эффект. Листовой черешок брюквы закреплялся в скручивающем вибраторе, и затем получали запись ответов на два последовательных удара, при этом интенсивность второго была в два раза больше, чем первого. После этого к тому же стеблю применили две последовательные скручивающие вибрации соответственно в 45 и 67° . Последовательные ответы на удары и скручивающую вибрацию приводятся на рис. 12. Из них видно, что оба способа раздражения можно использовать независимо, с равным эффектом. Вибрационный метод имеет преимущество перед ударным, заключающееся в том, что если при последнем раздражение является до некоторой степени локализованным, то при вибрации ткань подвергается раздражению равномерно по всей ее длине.

¹ При этом предполагается быстрый переход из одного положения в другое и обратно, или полная вибрация. Для того чтобы последовательные ответы были однородными, существенно, чтобы растение в конце вибрации было точно таким же, как в начале.

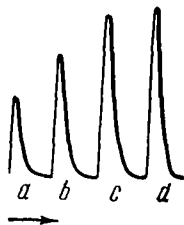


Рис. 13. Влияние внезапности и эффективности раздражителя

Кривые *a, b, c, d* являются ответами на вибрацию одинаковой амплитуды 30° . В *a* вибрация очень медленная, в *b* она менее медленная; в *c* она была быстрой и очень быстрой в *d*

Эффективность раздражителя зависит также от скорости. Для того чтобы последовательные раздражения были одинаково эффективными, необходимо иметь в виду следующее. Во всех случаях раздражения живой ткани эффективность раздражителя, вызывающего ответ, зависит от скорости начала нарушения. Найдено, что раздражение «выключением» индукционного удара, например, у мышцы является более эффективным вследствие его большей быстроты, чем раздражение «включением». Естественно, что в случае скручивающей вибрации растений ответ зависит от быстроты, с которой действует вибрация. Ниже приводятся записи последовательных раздражений, вызванных вибрациями с одинаковой амплитудой, но произведенных с увеличивающейся скоростью (рис. 13).

Таким образом, для поддержания постоянной эффективной интенсивности раздражителя должны выполняться два условия:

1) амплитуда вибрации должна поддерживаться постоянной, это осуществляется посредством градуированного круга;

2) период вибрации должен поддерживаться одинаковым. При небольшой практике это требование легко выполняется.

Однородность раздражения, достигаемая подобным путем, устраняет огромную трудность получения надежных количественных данных, только посредством которых возможна строгая демонстрация явления, изучаемого нами.

Глава IV

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ ОТВЕТ В РАСТЕНИЯХ — МЕТОД БЛОКА

Метод блока — Преимущества этого метода — Ответ растения — Физиологическое явление — Уничтожение ответа анестетиками и ядами — Уничтожение ответа, когда растение убивается горячей водой

Теперь приступаю к описанию другого самостоятельного метода, который я предложил для регистрации ответа у растений. Он имеет то преимущество, что предоставляет дополнительные возможности проверки результатов, полученных методом измерения отрицательных изменений. Так как сами по себе ответы, которые будут описаны позже, получаются более точным методом, то это дает возможность исследовать проблему, которую иным способом трудно изучить. Когда на неповрежденной поверхности стебля в точках *A* и *B* имеются электрические контакты, эти две точки, практически одинаковые во всех отношениях, являются изoeлектрическими, то в гальванометре не будет тока или потечет малый ток. Если теперь однообразно раздражать весь стебель и если оба конца *A* и *B* одинаково возбуждятся в одно время, ясно, что там не будет ответного тока из-за балансирующего действия токов двух концов. Эта трудность в отношении получения ответа преодолена в методе регистрации отрицательного изменения, где возбудимость одного конца подавлялась химическими веществами, повреждением или уничтожалась высокой температурой. Раздражение стебля тогда производило большее возбуждение в точке *A*, чем в точке *B*, и в таком случае наблюдалось, что ток течет в стебле от более возбужденного *A* к менее возбужденному *B* (рис. 6). Однако мы можем вызвать это дифференциальное действие другим средством. Например, если мы создадим блок при помощи зажима в точке *C* между *A* и *B* (рис. 14*a*), так что произведенное нарушение в точке *A* надрезанием или вибрацией не достигает точки *B*, в таком случае мы приведем *A* в относительно большее возбужденное состояние, чем *B*. Теперь заметим, что ток действия течет в стебле от *A* к *B*, т. е. иными словами от более возбужденного к менее возбужденному участку. Когда раздражается конец *B*, наблюдается обратный ток (рис. 14*b*).

Этот метод имеет большое преимущество перед методом отрицательного изменения, так как всегда можно проверить любую серию результатов путем подтверждающих обратных опытов.

С другой стороны, при методе повреждения один конец становится первоначально ненормальным, т. е. отличным от состояния, когда он был неповрежденным. Кроме того, неизбежные изменения происходят неодинаково у поврежденного и неповрежденного концов, и условия опыта могут, таким

образом, подвергаться неизвестным изменениям. Но при методе блока, который описан выше, повреждений не производится, растение остается повсюду нормальным и любое физиологическое изменение (которое в растениях во время опыта может быть чрезвычайно малым) будет воздействовать на него как на целое.

Ответ растений — физиологический, или жизненный ответ. Теперь приступаем к рассмотрению факта, показывающего, что каким бы ни был механизм, с помощью которого осуществляются ответы растений, они являются по своему характеру физиологическими. Как покажут исследования, описанные в последующих нескольких главах, ответы являются показателями физиологической активности. Будет отмечено, что другие показатели,

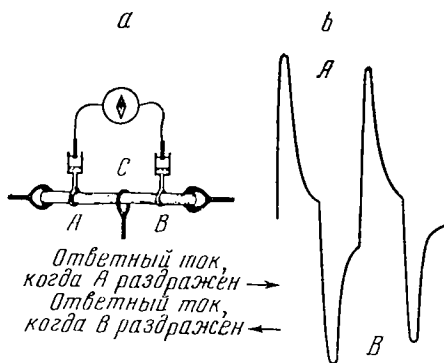


Рис. 14. Метод блока

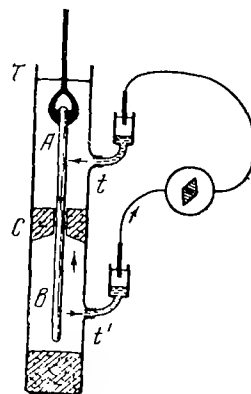
а — Растение закрепляется в С между А и В.
б — ответы, полученные поочередным раздражением двух концов. Раздражение А дает ответ, направленный вверх; раздражение В дает ответ, направленный вниз

являясь одинаковыми, возбуждающими или угнетающими жизненность растения, также увеличивают или уменьшают его электрический ответ. Эти эффекты ЭДС хорошо наблюдаются и достигают значительной величины, иногда повышаясь, как было сказано раньше, до 0,1 в или больше. Они пропорциональны интенсивности раздражителя.

Едва ли нужно отмечать, что принимались специальные предосторожности для избежания перемещения контактов. Однако изменение положения контакта не всегда могло объяснить повторенные случайные ответы на повторяющиеся раздражители, если контакт подсоединялся к изоэлектрической поверхности. Во всяком случае, невозможно объяснить обратимую природу этих ответов, когда участки А и В раздражались поочередно. Эти ответы получались у растений даже при погружении их в воду в экспериментальном устройстве (рис. 15). В дальнейшем будет показано, что в том случае, где не могло быть перемещения контакта или изменения поверхности,

Рис. 15. Ответ в растении (из раздраженного A к нераздраженному B), погруженном под воду

Черешок листа прочно закрепляется пробкой C внутри трубки T , которая заполняется водой, при этом растение полностью погружается. Смооченные нитки в соединении с двумя неполяризующимися электродами ведут к боковым трубкам tt' . Один конец черешка держится в эбонитовых щипцах и вибрируется. Найдено, что ток ответа течет в черешке от возбужденного A к невозбужденному B и обратно через жидкость от B к A . Часть этого тока, текущего через боковые трубки tt' , производит отклонение гальванометра



имеется обычный ответный ток. Здесь описывается только несколько основных опытов в доказательство физиологического характера электрического ответа. В качестве теста для определения физиологической природы ответа используется воздействие анестетиков, ядов и чрезмерно высокой температуры, которые, как известно, угнетают или уничтожают жизнеспособность. Поэтому те же тесты применялись к растительным ответам.

Действие анестетиков и ядов. Известно, что обычные анестетики, например хлороформ, и яды, например сулема, производят глубокое угнетение или уничтожение всех признаков ответа в живой ткани. Для опыта брались две группы стеблей с листьями, точно похожие друг на друга. Для того чтобы черешки листа могли поглощать хлороформ, их погружали срезанными концами в водный раствор хлороформа, определенное количество которого они поглощали. Этому процессу содействовала транспирация листьев. Вторая группа стеблей помещалась просто в воду (в качестве контрольного опыта). Наркотическое действие хлороформа, в конце концов приводящее к смерти, вскоре становилось заметным. Листья начали увядать, изменение цвета, вызванное повреждением, начало распространяться от средней жилки вдоль боковых жилок листьев. Наблюдалась также другая особенность. Тли, питающиеся листьями, умирали даже раньше появления обесцвеченных участков, тогда как на листьях, помещенных черешками в воду, эти маленькие существа сохраняли свою привычную активность и обесцвечивание листьев не появлялось.

Чтобы изучить действие яда, другая серия черешков помещалась в воду, содержащую небольшое количество сулемы. Здесь листья испытывали то же самое изменение внешнего вида, и удушье заканчивалось смертью, как и в случае с действием хлороформа. Вряд ли было какое-либо видимое изменение во внешнем виде самих стеблей. По внешнему виду они казались такими же живыми. Первые признаки смерти наблюдаются только на поверхности листа. Ниже приводятся результаты нескольких серий опытов, из которых окажется, что в группе стеблей, помещенных в воду, был сильный

нормальный ответ, в стеблях же, анестезированных или отравленных, наблюдалось практически полное уничтожение всякого ответа (см. табл.).

Т а б л и ц а

1. Листовой черешок платана		
Стимуляция одиночной вибрацией в 90°		
А. После 24 часов в воде (Все листья стоят и свежие. Тли живые)	Б. После 24 часов в растворе хлороформа (Листья начали опускаться через час и завяли через 3 часа. Тли мертвые)	В. После 24 часов в растворе хлористой ртути (сулемы) (Листья начали опускаться через 4 часа. Глубокое обесцвечивание вдоль жилок. Тли мертвые)
Электрический ответ		
1 21 деление	1 1 деление	1 0 делений
2 31 »	2 1 »	2 0,25 »
3 26 »	3 2 »	3 0,25 »
4 15 »	4 0 »	4 0 »
5 17 »	5 1 »	5 0,25 »
6 23 »	6 1,5 »	6 0,25 »
7 30 »	7 2 »	7 0 »
8 27 »	8 1 »	8 0,25 »
9 29 »	9 1 »	9 0,25 »
10 17 »	10 0,5 »	10 0,5 »
Среднее значение ответа 23,6	1	0,15
2. Листовой черешок конского каштана		
1 15 делений	1 0,5 делений	1 0 делений
2 17 »	2 0,5 »	2 0 »
3 10 »	3 0 »	3 0 »
Среднее . . . 14	0,3	0

Опыты с действием анестетиков и ядов. Десять листовых черешков платана помещались срезанными концами в воду, а листья оставались на воздухе. Такое же число растений было погружено в водный раствор хлороформа; третья группа помещалась в 5%-ный раствор сулемы.

Аналогичным способом группы листовых черешков конских каштанов были помещены: одна в воду, другая в водный раствор хлороформа и третья в раствор сулемы.

Эти результаты убедительно доказывают физиологическую природу ответа.

В следующей главе приведем непрерывные серии кривых — ответов, показывающих, как вследствие быстрой гибели от действия яда ответы устойчиво уменьшаются, пока совершенно не исчезнут.

Действие высокой температуры. Хорошо известно, что растения погибают, когда подвергаются действию высокой температуры. Брали стебель и, используя метод блока с торзионной вибрацией в качестве раздражителя, получили сильные ответы на обоих концах, *A* и *B*. Затем погружали тот же стебель на короткое время в горячую воду при температуре примерно 65°C и снова раздражали его, как и раньше. Однако в этом случае ни в *A*, ни в *B* нельзя было вызвать какого-либо ответа.

Так как все внешние условия были одинаковыми в первой и второй частях этого опыта и имелось единственное отличие — в том, что в одном случае стебель был живой, а в другом — убитый, мы получили здесь дальнейшее и убедительное доказательство физиологического характера электрического ответа в растениях. Подобные факты можно продемонстрировать еще более поразительным способом. Сначала в свежем стебле на участках *A* и *B* получили два подобных и противоположных ответа, а затем убили одну половину, скажем *B*, погрузив только эту половину стебля в горячую воду. Стебель снова подсоединили к прибору и нашли, что в то время как половина *A* дала сильный ответ, *B* не дал никакого ответа.

В опытах по отрицательному изменению предполагалось, что оно обусловливается дифференциальным действием, при этом раздражитель производит большее возбуждение в неповрежденном, чем в поврежденном конце. Метод блока дает нам возможность проверить правильность этого предположения. Конец стебля *B* повреждается или убивается несколькими каплями сильной щелочи, при этом другой конец остается неповрежденным. Между *A* и *B* накладывается зажим. Конец *A* раздражается и регистрируется сильная реакция. После чего раздражается конец *B* и наблюдается слабая реакция или она совсем отсутствует. Затем зажим удаляется и растение раздражается по всей его длине. Хотя раздражитель теперь действует на оба конца, все же благодаря нереагирующему состоянию участка *B* наблюдается такая же реакция, которая, судя по неизменному направлению, вызвана реагирующим состоянием участка *A*. Если бы конец *B* был неповрежден, этого бы не наблюдалось. Таким образом, мы имеем экспериментально подтвержденное предположение, что в той же самой ткани неповрежденный участок будет приводиться в более возбужденное состояние, чем поврежденный, при действии одинакового раздражителя.

Глава V

ОТВЕТ РАСТЕНИЯ НА ДЕЙСТВИЯ ОДИНОЧНОГО И СУММАРНОГО РАЗДРАЖИТЕЛЯ

*Действие одиночного раздражителя — Суммирование раздражений —
Дополнительный эффект — Ступенчатый эффект — Утомление — Отсут-
ствие утомления при достаточном интервале между раздражителями —
Утомление при увеличении частоты раздражения — Утомление при про-
должительном раздражении.*

Действие одиночного раздражителя. В мышце одиночный раздражитель вызывает одиночное сокращение, которое можно записать или механическим, или электрическим методом. Если утомление отсутствует, то последующие ответы на однообразные раздражения являются одинаковыми. Мышца при сильном раздражении часто проявляет утомление, и последующие ответы поэтому становятся слабее и слабее. Однако в нервах утомляемости практически нет, и последующие записи одинаковы. Аналогичное явление мы найдем в растениях, где утомление в одних случаях проявляется, в других — очень мало.

Суммирование раздражений. Если вместо одиночного раздражения дается серия последовательных раздражений, то наблюдается их суммирование, это происходит, когда второй удар наносится перед восстановлением ткани от первого раздражения. Отдельные эффекты становятся более или менее расплывчатыми. Когда скорость достаточно увеличивается, получаем почти непрерывную кривую. Когда, например, мышца достигает своего максимального сокращения (при соответствующих скоростях и силе раздражителя), она приходит в состояние полного тетануса, в котором, оказываясь, она стойко держится. Если скорость является недостаточной для этого, то получается зазубренная кривая неполного тетануса. Если почти не имеется утомления, верхняя часть кривой тетануса почти горизонтальна, но в случаях, когда утомление наступает быстро, оно характеризуется быстрым наклоном кривой. Во всех этих случаях наблюдается строгий параллелизм в реакции растения. В случаях, когда не имеется утомления, последовательные ответы являются тождественными (рис. 16). При суммировании раздражений мы имеем смещение эффектов, аналогичное тетанусу мышцы

(рис. 17). И наконец, утомление в растениях проявляется в том, что происходит изменение ответной кривой точно так же, как у мышцы (см. ниже). Здесь можно упомянуть один эффект суммирования раздражений.

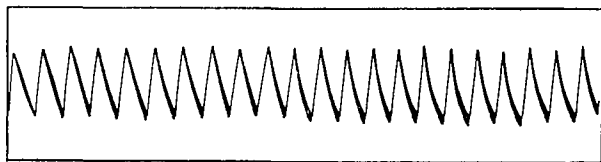


Рис. 16. Однородные ответы (редис)

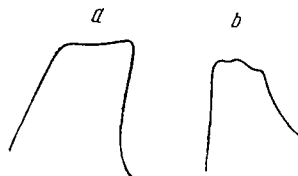


Рис. 17. Слияние действия быстро следующих раздражений

a — в мышце, *b* — в моркови

Дополнительный эффект. Найдено, что в реакциях животных имеется минимум интенсивности раздражителя, ниже которого реакция не вызывается. Но даже субминимальный раздражитель, в отдельности не оказывающий эффекта, становится эффективным в результате суммирования. В растениях также получается подобный эффект, т. е. суммирование простых неэффективных раздражителей производит эффективный ответ (рис. 18).

Ступенчатый эффект. Животные ткани проявляют иногда эффект, известный как «ступенчатый эффект», т. е. высота последовательных ответных реакций постепенно увеличивается, хотя раздражители остаются постоянными. Это проявление типично для сердечной мышцы; хотя оно наблюдается даже в нерве. Причина неизвестна, но, по-видимому, этот эффект зависит от состояния ткани. Он появляется в тех случаях, когда в ткани малая молекулярная активность только постепенно увеличивалась раздражением, и увеличенные эффекты были обусловлены возрастанием молекулярной подвижности. Вне зависимости от причины возникновения иногда тот же самый ступенчатый эффект наблюдался у растений (рис. 19).

Утомление. Предполагается, что в живых тканях, как и в мышцах, утомляемость вызывается разрушением, или диссимиляцией, ткани раздражителем. И пока это разрушение исправляется процессами восстановления, или ассимиляцией, функциональная активность ткани остается ниже номинального значения. Там может быть также накопление продуктов диссимиляции — «веществ утомляемости», которые могут действовать как яды или химические угнетатели.

Предполагается, что у животных кровоснабжение выполняет двойную задачу — поставления веществ для ассимиляции и удаления продуктов утомления, снимая таким образом утомляемость. Однако это объяснение является недостаточным, так как имеются факты, когда бескровная мышца восстанавливается от утомления после короткого периода отдыха. Очевидно,

что здесь утомление было устранено другим средством, чем циркуляция крови. В связи с этим может быть поучительным изучение определенных фаз утомления, проявляемых при простейших условиях в растительной ткани, где строительные процессы приостановлены и не имеется активной циркуляции для удаления продуктов утомления.

Ранее отмечалось, что изменение ЭДС, вызванное раздражителем, сопутствует разрушению молекул реагирующих тканей в ответных реакциях при

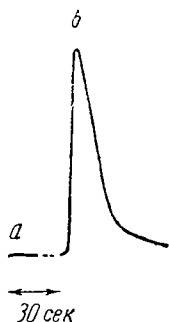


Рис. 18. Дополнительный эффект

a — Одиночная вибрация в 3° производил или слабый эффект или никакого эффекта, но та же самая, быстро увеличенная в тридцать раз, вызывает большой эффект (*b*) (листовой черешок турнепса)



Рис. 19. «Ступенчатый эффект» в растении

выходе из нормального равновесия и что кривая восстановления показывает восстановление равновесия ткани.

Отсутствие утомления при достаточном интервале между последовательными раздражениями. Таким образом, при изучении ответной кривой мы можем обнаружить молекулярное разрушение, имеющееся в возбужденной ткани. Сначала рассмотрим опыт, запись которого дается на рис. 20*a*. Из этой кривой видно, что через 1 мин. после применения раздражителя наблюдается полное восстановление ткани; молекулярное состояние в конце его становится точно таким же, как в начале раздражения. Вторая и последующая ответные кривые подобны первой, *поскольку имелся достаточный интервал для полного восстановления в каждом случае*, в связи с этим не наблюдается уменьшения в интенсивности ответа, т. е. нет утомления.

Мы имеем подобный случай в мышцах. «В мышце с нормальной циркуляцией и питанием всегда имеется интервал между каждой парой стимулов, в который высота сокращения не уменьшается даже после длительного возбуждения, и утомление не появляется»¹.

¹ B i e d e r m a n n. Electro-physiology, p. 86 [5].

Утомление при увеличении частоты раздражения. Если изменить ритм частоты раздражения и сделать его быстрее, то появятся определенные видоизменения в ответных кривых: В первой части рис. 20 показаны реакции с интервалом в 1 мин., во время которого наблюдалось полное восстановление.

Затем ритм изменили до интервала в полминуты, в то время как интенсивность раздражений сохранилась той же, как и раньше. Видно (рис. 20b), что эти ответные реакции оказываются слабее, чем в первой серии, несмотря на равенство раздражителя. Как видно из графика, при увеличении частоты раздражения ткань не имела времени для полного восстановления от предыдущего раздражения. Молекулярное колебание по направлению к равновесию еще не ослабло, когда производилось новое раздражение с его противоположным импульсом. Таким образом, наблюдается уменьшение высоты в конечной реакции. После этого восстанавливался первоначальный ритм с 1 мин., и последующие кривые (рис. 20c) сразу показывают увеличенную реакцию. Аналогичный пример можно привести в случае мышечного

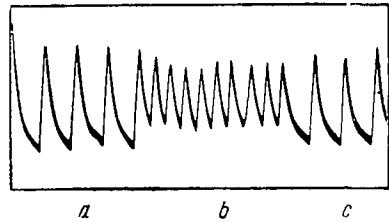


Рис. 20. Запись, показывающая уменьшение ответа, когда недостаточно времени, необходимого для полного восстановления

В а раздражители наносились с интервалом в 1 мин., в b интервал уменьшался до полминуты; это вызывало уменьшение ответа. В с — первоначальный ритм восстанавливается, и найдено, что ответ повышается (редис)

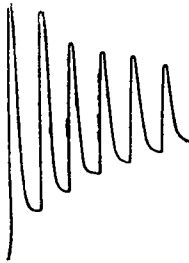


Рис. 21. Утомление у сельдерея

Вибрация в 30° при интервалах в полминуты

ответа, где «высота сокращения уменьшается более быстро, когда интервал между возбуждениями короче»¹.

Из того, что уже отмечено, ясно, что одной из причин уменьшения ответной реакции, или утомления, является остаточное переутомление. Это ясно видно на рис. 21 в записи, которую получили у стебля сельдерея. Благодаря неполному молекулярному восстановлению в течение учитываемого времени, высота последующих ответных реакций значительно уменьшилась. Рис. 22 дает фотографическую запись утомления в листовом черешке цветной капусты.

Очевидно, что остаточное переутомление, при прочих равных условиях, будет больше, если раздражения увеличивались. Это хорошо видно на рис. 23, где из серии трех кривых серия А относится к раздражителю интенсивностью в 45° вибрации, а вторая

¹ B i e d e r m a n n. Указ. соч.

серия *B*, с увеличенным ответом, для раздражителя интенсивностью в 90° вибрации. При возвращении в серии *C* к интенсивности раздражителя в 45° видим, что ответные реакции значительно уменьшились по сравнению с первой серией *A*. Здесь явно заметное утомление — результат сверхнапряжения от чрезмерного раздражения.



Рис. 22. Утомление в черешке листа цветной капусты

Раздражитель: вибрация в 30° при интервалах в 1 мин.

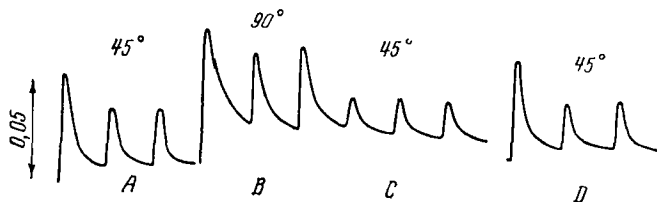


Рис. 23. Эффект перенапряжения в процессе утомления

Последовательные раздражители наносились с интервалом в 1 мин. Интенсивность раздражителя в *C* такая же, как в *A*, но ответ слабее вследствие предыдущего сверхраздражения. Утомление больше снимается после 15-минутного отдыха, и ответы в *D* сильнее, чем ответы в *C*. Вертикальная линия между стрелками 0,05 в (черешок листа репы)

Если это утомление действительно обуславливается остаточным эффектом напряжения, тогда мы можем предполагать, что при исчезновении напряжения со временем ответы снова восстанавливают свою прежнюю высоту после периода отдыха. Чтобы подтвердить это, новое раздражение (при интенсивности 45°) нанесли через 5 мин. Из записи *D* сразу видно, как далеко переместилось утомление.

Одна особенность, которая наблюдается в этих кривых, заключается в том, что благодаря присутствию сравнительно маленького остатка напряжения, первый ответ каждой серии сравнительно большой. Последующие ответы приблизительно равные, поскольку остаток напряжения одинаков. Первый ответ в серии *A* показывает большую реакцию, поскольку имелся длительный перерыв. Первый ответ в серии *B* показывает это потому, что мы в первый раз переходим к увеличению интенсивности раздражителя. Первый ответ в серии *C* не показывает этого потому, что имеется сильное остаточное напряжение. Ответ в серии *D* восстанавливается потому, что напряжение снято 15-минутным отдыхом.

Утомление при продолжительном раздражении. Эффект утомления замечательно проявляется, когда ткань подвергается продолжительному раздражению. В случае, если имеется явное утомление, как, например, в определенных мышцах, вершина кривой тетануса быстро снижается. Подобный эффект получается также с растениями (рис. 24).

Влияние отдыха на молекулярное восстановление и, следовательно, на снятие утомления хорошо иллюстрируется следующей серией фотографических записей (рис. 25). Первая запись показывает кривую от свежего растения. Эффект, как видим, очень большой. Две минуты предоставлялось для восстановления, и затем раздражение повторялось в течение двух



Рис. 24. Быстрое утомление при продолжительном раздражении

a — в мышце; *b* — в листовом черешке сельдерея

других минут. Ответ в этом случае несомненно меньше. Третий случай подобен второму, однако период отдыха равнялся 5 мин. Найдено, что кривая, полученная впоследствии, благодаря частичному снятию остаточного утомления проявляет больший ответ.

Таким образом, результаты получены при простых условиях растительной жизни, они доступны при всех возможных осложнениях и колебаниях и, возможно, могут осветить неясный феномен утомления в животных тканях.

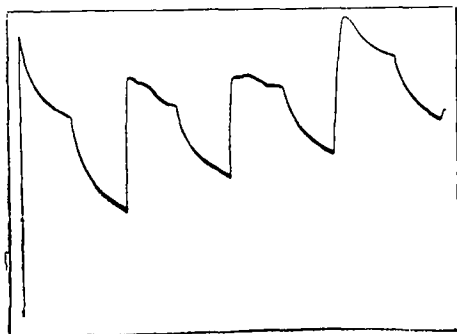


Рис. 25. Действие продолжительной вибрации (в 50°) на морковь

В первых трех записях после 2-минутного раздражения следовало 2-минутное восстановление. Последнюю запись получили после того, как образец имел 5-минутный отдых. Ответ сильнее благодаря тому, что отдыхом устраняются утомления

Глава VI

ОТВЕТ РАСТЕНИЙ — ДВУХФАЗНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ

Двухфазное изменение — Положительное последствие и положительный ответ — Радиальное изменение ЭДС

Когда растение раздражается в какой-то точке, молекулярное разрушение — волна возбуждения — распространяется за пределы от точки его возникновения.

Двухфазное изменение. Эта волна молекулярного раздражения сопровождается волной электрического разрушения. (Обычно говорят: электрическая связь между разрушенным и менее разрушенным является аналогом связи меди с цинком). Для разрушения требуется некоторое время, чтобы ередвинуться от одной точки к другой, и его интенсивность может уменьшаться по мере удаления от точки возникновения. Предположим, разрушение началось с точки *C*; если берутся две точки близко друг к другу, например *A* и *B*, разрушение достигнет их почти одновременно и с одинаковой интенсивностью. Электрическое разрушение будет одинаково в обеих точках. Эффекты, произведенные в точках *A* и *B*, сбалансируют друг друга, и вызванного тока не будет.

В результате убивания тканей или уменьшения чувствительности в точке *B* ответа в этой точке не наблюдается и в целом получается несбалансированный ответ благодаря нарушению в точке *A*. Аналогичный эффект получается в результате наложения зажима между точками *A* и *B*, так что нарушение не может достигнуть *B*. Но мы можем получить ответ даже без повреждения или блока. Если имеем контакты в *A* и *B* и если наносится удар ближе к *A*, чем к *B* (рис. 26а), тогда мы имеем: 1) нарушение, достигающее *A* раньше, чем *B*; 2) нарушение, достигающее *A*, значительно сильнее, чем в *B*. Нарушение в *B* может быть сравнительно слабым, чтобы приниматься во внимание.

Таким образом, можем получить ответы даже без повреждения или блока в случаях, где нарушение ослабевает при достижении отдаленной точки. В том случае, когда дается удар близко к *A*, ответный ток отмечается в одном направлении и в противоположном направлении, когда удар наносится

ближе к *B* (рис. 26*b*). Значит, теоретически мы можем найти нейтральную точку между *A* и *B*, от которой волны нарушения достигают *A* и *B* в один момент и с одинаковой интенсивностью. Если скорость восстановления является одинаковой для обеих точек, тогда электрические нарушения, произведенные в *A* и *B*, сбалансируют друг друга и гальванометр не покажет тока.

На цилиндрическом корне редиса иногда удавалось найти нейтральную точку, которая при повреждении не вызывала какого-либо тока. Но нарушение направо и налево от точки приводит к противоположным токам.

Однако трудно получить абсолютно цилиндрические корни, поскольку они всегда суживаются в одном направлении. Проводимость по направлению к вершине корня отличается от проводимости в восходящем направлении. Поэтому трудно фиксировать абсолютно нейтральную точку, но можно найти очень близкую к ней точку, и при раздражении стебля около нее наблюдалось очень интересное двухфазное изменение. У стебля цветной капусты: 1) раздражение наносилось значительно ближе к *A*, чем к *B* (слабое нарушение, достигающее *B*, незначительно). Результирующий ответ направлен вверх, и восстановление происходило приблизительно за 60 сек; 2) следующее раздражение наносилось около *B*. Результирующий ответ теперь направлен вниз (рис. 26*b*); 3) раздражитель наносился около нейтральной точки *N*. В этом случае вследствие слабой разницы в скорости распространения в двух направлениях получалось интересное двухфазное изменение (рис. 26*c*). Из записи видно, что нарушение достигало раньше точки *A*, чем *B*. Это вызвало ответ, направленный вверх, но из-за уменьшения нарушения в *A* волна достигала точки *B*. В результате возник ток противоположного направления. Это явно ускоряло восстановление *A* (от 60 до 12 сек.). Возбуждение в *A* теперь исчезало, и вторая фаза ответа, обусловленная возбуждением в *B*, полностью проявилась.

Положительное последствие. Если мы рассматриваем ответ при возбуждении *A* как отрицательный, то более поздний эффект в *B* является следующим положительным изменением.

В ответе нерва, например, где контакты подводятся к двум поверхностям, поврежденной и неповрежденной, наблюдается сначала отрицательное изменение, а затем положительное последствие. Это может, иногда по крайней мере, быть обусловлено тем, что проксимальный неповрежденный

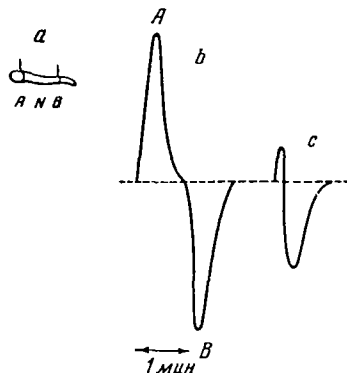


Рис. 26. Двухфазное изменение

контакт первый дает обычно отрицательное изменение и более отдаленный поврежденный контакт даст впоследствии противоположный, иными словами, несомненно положительный ответ. Вследствие этой причины имеется всегда случай последствия, если только 1) поврежденный конец не совсем убит и способен реагировать или 2) имеется эффективный блок между А и В, так что нарушение, произведенное раздражителем, может действовать

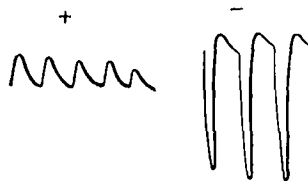


Рис. 27. Непормальные положительные ответы в несвежем листовом черешке репы, превращенные в нормальные отрицательные при сильном раздражении

Относительная интенсивность раздражителя в этих двух случаях находится в соотношении 1 : 7

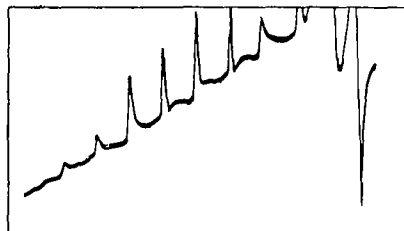


Рис. 28. Непормальный положительный ответ, переходящий в нормальный отрицательный, в несвежем листовом черешке цветной капусты

Раздражитель постепенно увеличивали от 1 до 10 единиц с помощью прерывающегося удара пика. Когда интенсивность раздражителя была 10, ответ превращался в нормальный отрицательный (пики 8 и 9 находятся за рисунком)

только на одну точку, а не на другую. Мы нашли случай, где, даже при наличии полного блока, происходило положительное последствие. Таким образом оказалось, что, если молекулярное нарушение от раздражителя приводит к отрицательному изменению, значит в течение процесса молекулярного восстановления там может быть переход через нулевое равновесное положение, которое может быть рассмотрено как положительное изменение.

Положительное изменение. Ответы, даваемые мышцей или нервом, обычно отрицательные. Но ответ сетчатки положительный. Знак ответа, однако, имеет тенденцию быть противоположным, если имеются какие-либо молекулярные видоизменения ткани в результате изменений внешних условий. Так, часто обнаруживается, что несвежий нерв дает положительное вместо нормального отрицательного изменение, и несвежая сетчатка дает отрицательную вместо обычной положительной реакцию.

Интересно, что мы нашли много соответственных случаев в ответах растений. Как уже отмечалось, когда растения свежие, они дают, как правило, отрицательный ответ. Когда растения несколько увяли, они нередко дают положительный ответ. С другой стороны, как в видоизмененном нерве ненормальный, положительный ответ уступает место нормальному, отрицатель-

ному при сильном и слишком продолжительном раздражении, так в видоизмененном растении ненормальный положительный ответ переходит в отрицательный при сильном раздражении (рис. 27). В некоторых случаях мне удалось проследить этот процесс постепенной смены, непрерывно увеличивая при этом интенсивность раздражителя. Когда раздражение увеличивалось, положительный ответ в определенной точке переходил в нормальный отрицательный ответ (рис. 28).

Таким образом, растение дает противоположный ответ при ненормальных условиях. Иногда подобная смена ответа наблюдалась, когда растение находилось в ненормальных условиях чрезмерно высокой или низкой температуры.

Радиальное изменение ЭДС. Мы видели, что ток ответа течет в растении от относительно более возбужденного к относительно менее возбужденному участку. Теоретически важен следующий опыт: брали толстую часть стебля и просверливали отверстие так, чтобы сделать один контакт с внутренней стороны ткани, другой контакт при этом был на поверхности. Через некоторое время ток повреждения исчезал. При возбуждении стебля ударами или торсионным вибратором наблюдался ответный ток, который протекал внутри от более разрушенной внешней поверхности к защищенной внутренней сердцевине (рис. 29). Следовательно, когда волна разрушения распространяется вдоль растения, имеется сопутствующая волна радиального изменения ЭДС. Таким образом, оказалось, что качание дерева ветром приводит к возникновению радиальной ЭДС.

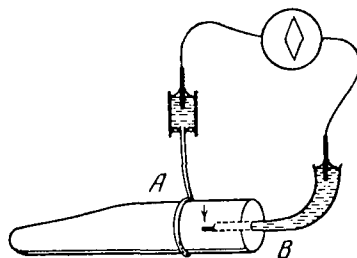


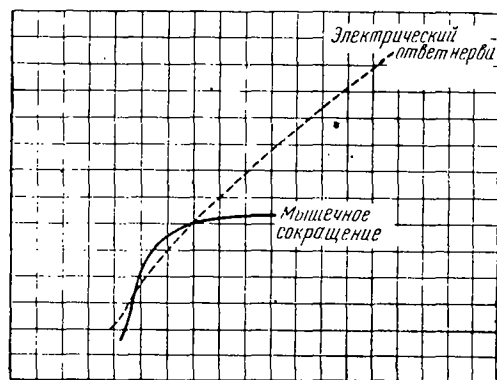
Рис. 29. Изменение радиальной ЭДС

Глава VII

ОТВЕТ РАСТЕНИЯ — СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗДРАЖИТЕЛЕМ И ОТВЕТОМ

Увеличение ответа при увеличении раздражителя — Явное уменьшение ответа при чрезмерно сильном раздражителе

Как уже отмечали, в живой ткани молекулярное нарушение, вызванное раздражителем, сопровождается электрическим нарушением, которое постепенно исчезает с возвращением нарушенных молекул к состоянию равновесия. Чем большее молекулярное нарушение производилось раздражителем, тем большее получается электрическое изменение. Таким образом, электрический ответ является внешним выражением молекулярного нарушения, произведенного внешним агентом — раздражителем.



1, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32, 34, 36, 38, 40, 42, 44, 46, 48, 50, 52, 54, 56, 58, 60, 62, 64, 66, 68, 70, 72, 74, 76, 78, 80, 82, 84, 0

Рис. 30. Кривые, показывающие связь между интенсивностью раздражителя и ответом

Абсцисса отмечает интенсивность раздражителя. Ордината — величины ответа (по Уоллеру)

Кривая зависимости между раздражителем и ответом. На кривой, показывающей связь между раздражителем и ответом в нерве или в мышце, видно, что молекулярный эффект, который выявлялся сокращением или изменением ЭДС в мышце или просто изменением в нерве, является сначала незначительным. Во второй части кривой с увеличением раздражения наблюдается быстро возрастающий эффект. Наконец, проявляется тенденция в появлении предела ответной реакции. Таким образом, получаем кривую, сначала слабо выпуклую, затем прямую и восходящую, а в конце вогнутую к абсциссе (рис. 30).

Кривая зависимости между раздражителем и ответом. На кривой, показывающей связь между раздражителем и ответом в нерве или в мышце, видно, что молекулярный эффект, который выявлялся сокращением или изменением ЭДС в мышце или просто изменением в нерве, является сначала незначительным. Во второй части кривой с увеличением раздражения наблюдается быстро возрастающий эффект. Наконец, проявляется тенденция в появлении предела ответной реакции. Таким образом, получаем кривую, сначала слабо выпуклую, затем прямую и восходящую, а в конце вогнутую к абсциссе (рис. 30).

В мышце предел ответа достигается значительно раньше, чем в нерве. Как будет видно, предел изменения раздражения является не очень большим. Когда раздражение поддерживается выше умеренного предела, из-за утомления или по другим причинам ответ может иногда действительно уменьшиться.

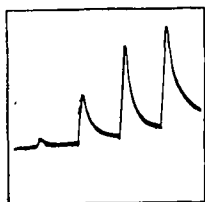


Рис. 31. Удары возрастающей силы 1 : 2 : 3 : 4, производящие увеличенный ответ в листовом черешке репы

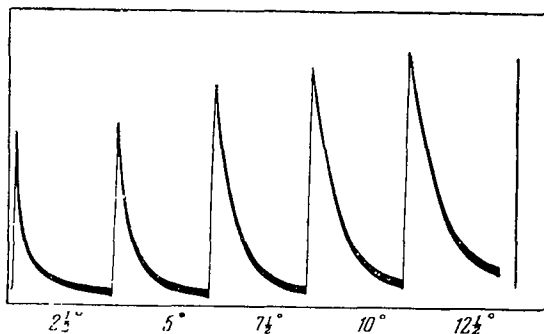


Рис. 32. Увеличенный ответ при увеличении вибрационных раздражителей (черешок цветной капусты)
Раздражители наносились с интервалами в 3 мин. Вертикальная линия равняется 0,1 в

При экспериментировании с растениями нами получены очень интересные результаты относительно связи между раздражителем и ответом. Эти результаты вызывают мысль о различных типах ответа, встречающихся в животных тканях.

1. Для того чтобы получить простейший тип эффектов, не усложненных вторичным явлением, необходимо выбирать образцы, которые показывают слабое утомление. Чтобы получить эти результаты, было поставлено две серии опытов. Раздражение наносилось, во-первых, (А) — с помощью пружинистого ударника и, во-вторых, (В) — с помощью торзионного вибратора.

(А). Первое раздражение наносилось падением рычага через h , второе — через $2h$ и т. д. Кривые ответа ясно показывают возрастающий эффект с увеличением раздражения (рис. 31).

(В). Вибрационное раздражение увеличивалось в амплитуде от $2,5$ до $5; 7,5; 10$ и $12,5^\circ$. Как видно, интенсивность ответа имеет тенденцию достигнуть предела (рис. 32) (см. табл.).

2. Следующий график показывает, как слабым раздражителем производится небольшое изменение, но с увеличением раздражителя ответ быстро увеличивается, после чего имеет тенденцию достигнуть предела (рис. 33а).

Таблица
Возрастание изменения ЭДС и увеличение
раздражения

Угол вибрации, °	ЭДС, в	Угол вибрации, °	ЭДС, в
2,5	0,044	10	0,100
5	0,075	12,5	0,106
7,5	0,090		

3. Я сталкивался со странным явлением — крайним примером только что описанного случая. При постепенном увеличении раздражения, начиная от низкого уровня, не наблюдалось ответа. Но когда достигался критический уровень, внезапно появлялся максимальный ответ. Здесь мы имеем параллель с явлением, известным в физиологии животных как принцип «все или

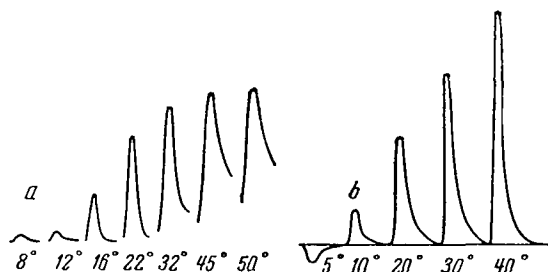


Рис. 33. Ответы на увеличивающиеся раздражители, произведенные возрастанием угла вибрации

a — запись с образца свежего редиса. Раздражители наносились с интервалами в 2 мин. Запись велась в течение 1 мин, *b* — запись для несвежего редиса. Имеется ответ с меняющимся знаком для слабого раздражителя в 5° вибрации

ничего». Хотя для сердечной мышцы, например, имеется определенная минимальная интенсивность, которая является эффективной в создании ответа, дальнейшее увеличение раздражения не производит увеличения в ответе.

4. При просмотре приводимых записей ответов видно, что наклон кривой, которая показывает связь раздражителя с ответом, сначала слабый, затем кривая быстро поднимается, и при высоком уровне раздражения наблюдается тенденция к горизонтали. В целом кривая сначала слабо выгнутая к абсциссе, затем прямая и поднимающаяся, а в конце вогнутая. Го-

раздо большая выпуклость в первой части кривой обнаружена в нескольких случаях, особенно когда образец несвежий. Это обуславливается тем, что при этих обстоятельствах ответ способен начаться с действительной смены знака, при этом, если определенная критическая интенсивность раздражения слабее, растение дает положительный ответ вместо нормального отрицательного (рис. 33b).

Уменьшение ответа при чрезмерно сильном раздражителе. Найдено, что животные ткани имеют иногда действительное уменьшение ответа при чрезмерном усилении раздражителя. Таким образом Уоллер нашел, работая с сетчаткой, что, когда интенсивность светового раздражителя постепенно увеличивается, ответ вначале возрастает, а затем иногда уменьшается. Это явление неудачно путают с утомлением, которое само по себе еще неясно. Следовательно, трудно сказать, обуславливается ли уменьшение ответа утомлением или некоторым обратным действием чрезмерно сильного раздражителя.

Из рис. 33b видно, что действительно имеется обратное направление ответа в более низкой части кривой. Вполне допустимо, что может быть более чем одна точка в изменении направления процесса.

В физических явлениях мы знакомы с многочисленными примерами обратных изменений. Например, при обычном эффекте намагничивания происходит удлинение железного прута. Но Бидуэлл нашел, что когда намагничивающая сила достигает крайней степени, с определенного момента удлинение прекращается и с дальнейшим увеличением намагничивающей силы вызывается действительное сокращение. С другой стороны, фотографическая пластина, когда продолжительно подвергается действию света, дает сначала негативное изображение. Еще большая экспозиция производит позитивный эффект, затем снова негативный. Таким образом, при экспозиции повторяются обратимые серии. В фотографических отпечатках блесков молнии наблюдаются изображения двух родов: одно, позитивное, когда разряд молнии является умеренно сильным, и другое, негативное, так называемая «темная молния» благодаря обратному действию сильного напряжения разряда. Изучая изменения проводимости, произведенные в частицах металла при раздражении излучением Герца, часто замечали, что слабое излучение производит один эффект, а сильное излучение производит противоположный [14]. С другой стороны, при продолжительном действии электрического излучения часто находили периодические обратные изменения ¹.

Уменьшение ответа при сильном раздражении за счет утомления. Однако имеются примеры в ответах растений, в которых уменьшенный эффект можно обнаружить при утомлении. Записи этих случаев указывают на причину, из-за которой осуществляется уменьшение. Приводимые рисунки (рис. 34) дают записи ответов на увеличивающийся раздражитель. Они

¹ См.: «On Electric touch» («Proc. Roy. Soc.», Aug., 1900) [15].

сделаны на стеблях цветной капусты, один из них (а) показывает слабое утомление, тогда как на другом (b) утомление заметное. Видно, что кривые, полученные соединением вершин последовательных одиночных ответов, очень сходны.

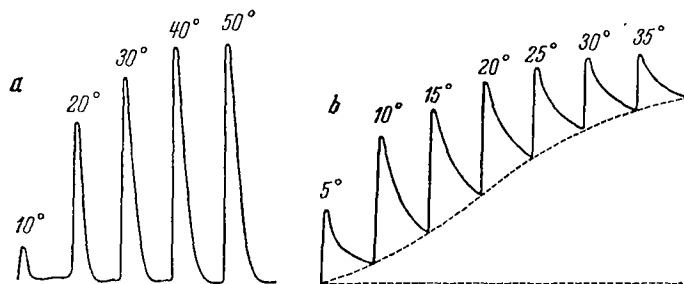


Рис. 34. Ответы на увеличивающийся раздражитель, полученные у двух образцов черешка цветной капусты

В а утомление отсутствует, в b — оно присутствует

В одном случае нет утомления, при этом восстановление от каждого раздражения является полным. Каждый ответ в серии поэтому начинается от положения прошлого равновесия, и высота одиночных ответов увеличивается с увеличением раздражения. Однако во втором случае напряжение не устраняется после каждого одиночного раздражения. Частичное возвращение ответов видно из постепенного перемещения линии основания вверх. В первом случае линия основания горизонтальная и представляет состояние полного равновесия. Однако во втором случае линия основания, или линия измененного равновесия, поднимается вверх. Таким образом, даже в этом случае, если мы измерим высоты последовательных ответов от линии абсолютного равновесия, они будут увеличиваться с увеличением раздражителя. Однако обычно мы не учитываем перемещение линии основания, чаще измеряя ответ от места его предшествующего возвращения или от точки измененного равновесия. На этом основании был сделан вывод, что ответы подвергаются несомненному уменьшению.

Глава VIII

ОТВЕТ РАСТЕНИЯ — ИЗМЕНЕНИЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ ТЕМПЕРАТУРЫ

*Действие очень низкой температуры — Влияние высокой температуры.
Определение точки гибели растения — Увеличенный ответ как последствие изменения температуры — Гибель растения и уничтожение
ответа под влиянием пара*

Для каждого растения имеются наиболее благоприятные температуры для его жизнедеятельности. Выше этого оптимума жизнедеятельность уменьшается до тех пор, пока не будет достигнут максимум, при котором она прекращается совсем, и если эта температура поддерживается длительное время, растение может погибнуть. Аналогично жизнедеятельность уменьшается, если температура понижается ниже оптимума, и снова в минимальной точке она прекращается, а ниже этого минимума растение может погибнуть. Мы можем считать эти максимальные и минимальные температуры точками гибели растений. Некоторые растения сопротивляются этим крайностям лучше, другие хуже. Необходимо упомянуть, что продолжительность экспозиции является также определяющим фактором в вопросе: выживет растение или нет при неблагоприятных температурных условиях. Таким образом имеются устойчивые растения и растения, которые повреждаются при чрезмерных изменениях температуры. В характеристике устойчивости растений, с другой стороны, определенное значение могут иметь индивидуальные различия. Зная эти факты, мы попытались определить электрический ответ, вызываемый в жизнедеятельности растений под влиянием изменений температуры.

Действие очень низкой температуры. Что касается влияния очень низкой температуры, мы имели возможность изучить его при внезапном появлении мороза. В предшествующую морозу неделю, когда температура была около 10°C , был получен сильный электрический ответ в редке, значение которого изменялось от 0,05 до 0,1 *в*. Но через два или три дня после действия мороза электрический ответ практически исчезал. Однако несколько растений сохранили некоторую устойчивость и имели даже в этих случаях электрический ответ, который уменьшался от среднего значения 0,075 *в*

при нормальной температуре до 0,003 в после мороза. Средняя чувствительность уменьшалась на $\frac{1}{25}$. При потеплении до 20°С у подмороженной редьки замечено оживление, проявившееся в увеличении ответа. У растений, у которых мороз вызвал очень большие изменения и которые показали небольшой электрический ответ или совсем его не показали, потепление не

восстановило отзывчивости. Из этого следует, что мороз убил некоторые растения, которые впоследствии не могли восстановить жизнедеятельности, тогда как у других в данных условиях только уменьшилась активность, которая восстанавливалась при потеплении.

Затем испытывали действие искусственно низких температур на различные растения. Эухарис лилейный является растением, которое очень легко

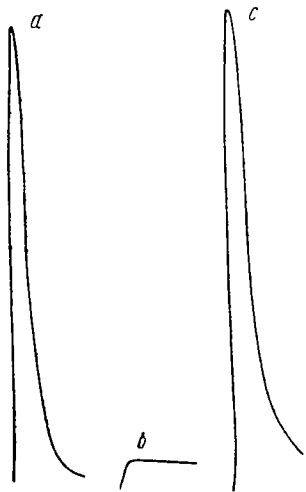


Рис. 35. Уменьшение ответа у эухариса при понижении температуры

a — Нормальный ответ при 17°С; *b* — ответ почти исчезает, когда растение выдерживается при температуре — 2°С в течение 15 мин, *c* — восстановление ответа при повышении температуры до 20°С

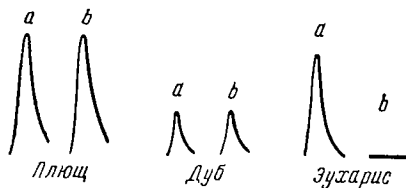


Рис. 36. Последствие холода у плюща, дуба и эухариса лилейного

a — нормальный ответ, *b* — ответ после выдерживания при замораживающей температуре в течение 24 час.

повреждается холодом. Сначала были получены ответы листового черешка этого растения при обычной комнатной температуре (17°С). Затем поместили его на 15 мин. в холодильник при температуре — 2°С, после чего найдено, что ответ практически исчезал. Теперь растение нагревали, поместив его на некоторое время в воду при 20°С, и это восстановило ответ (рис. 35).

Если растение подвергается низкой температуре в течение долгого времени, последующего восстановления не наблюдается.

Подобное заметное ослабление ответа получили в цветоножке аронника лилейного при понижении температуры до нуля.

Моя следующая попытка заключалась в том, чтобы сравнить чувствительность различных растений к действию пониженных температур. Для этой цели выбрали три вида: 1) эухарис лилейный, 2) плющ и 3) дуб. Я взял их нормальные ответы при температуре 17°C и нашел, что вообще говоря, они достигли достаточно постоянного значения после третьего или четвертого ответа. После записи нормального ответа растения помещали в холодную камеру с температурой 0°C на 24 часа и затем записали их ответы еще раз при обычной комнатной температуре. Из полученных записей видно, что в то время как способность давать ответ у эухариса лилейного, известного чувствительностью к действию холода, целиком исчезала, у плюща и дуба наблюдались незначительные изменения (рис. 36).

Другой очень любопытный эффект состоит в том, что, когда растение достигает точки гибели под влиянием чрезмерно высокой или низкой температуры, не только его общая способность давать ответ уменьшается почти до нуля, но иногда даже ответ меняет знак на противоположный.

Влияние высокой температуры и определение точки гибели. Затем пытались обнаружить, производит ли повышение температуры подавление ответа и исчезает ли ответ при максимальной температуре — температуре точки гибели растения. Для этой цели взяли группу из шести растений редиса и получили от них ответы при постепенном повышении температуры. Эти образцы были взяты в конце вегетационного сезона, и их электрическая отзывчивость была намного ниже, чем у полученных раньше. Растение, предварительно выдержанное в течение 5 мин. в воде при определенной температуре (например, 17°C), устанавливалось в вибрационный аппарат, и наблюдались ответы. После этого растение помещалось в водную ванну при высокой температуре (например, 30°C) снова на 5 мин. и проводилась вторая серия измерений.

Таким путем были проведены наблюдения с каждым растением до тех пор, пока достигалась температура, при которой ответ почти или совсем

Таблица 1

Влияние высокой температуры на уничтожение ответа

Температура, $^{\circ}\text{C}$	Ответ гальванометра (100 дел = 0,07 а)	Температура, $^{\circ}\text{C}$	Ответ гальванометра (100 дел = 0,07 а)
1 { 17 53	70 дел 4 »	4 { 17 55	80 дел 0 »
2 { 17 53	160 » 1 »	5 { 17 60	40 » 0 »
3 { 17 50	100 » 2 »	6 { 17 55	60 » 0 »

исчезал. Ниже приводим таблицу результатов, полученных у шести растений редиса, из которых видно, что ответ начинает исчезать при температурах от 53 до 55° С (табл. 1).

Электрический нагрев. Только что описанные опыты были, однако, довольно трудоемки, поскольку для того, чтобы производить каждое изменение температуры, для растения необходима соответствующая аппаратура. Поэтому были введены изменения, которые устраняли эти трудности. Теперь образец заключался в стеклянную камеру (рис. 37), в которой находилась спираль из серебряной проволоки, через которую может передаваться электрический ток для обогрева камеры. Изменяя интенсивность тока, можно произвольно регулировать температуру. В качестве образца выбрали листовую черешок сельдерея. Он выдерживался при каждой данной температуре в течение 10 мин., и за это время производилось две записи. Затем температура повышалась на 10° С и повторялся тот же процесс. Из записей будет видно (рис. 38), что в случае, когда температура возросла от 20 до 30° С, наблюдалось заметное ослабление ответа. Однако в этом случае, по крайней мере через некоторое время, восстановление происходило быстрее. Например при 20° С ответ составлял 21 единицу и восстановление было неполным в течение минуты. Однако при 30° С ответ уменьшался на 7,5 единиц, и имелось

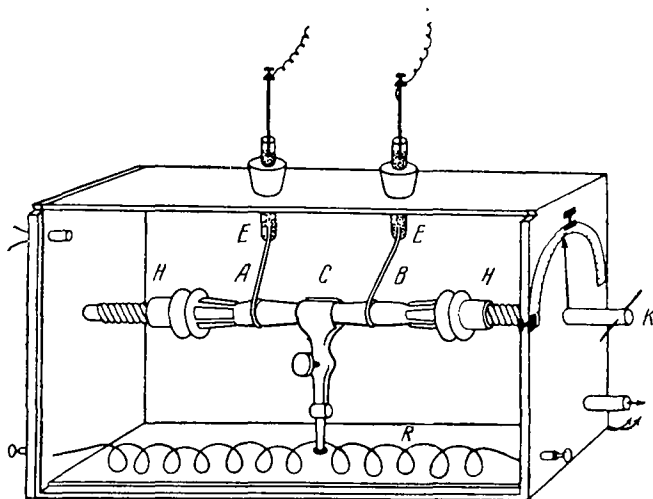


Рис. 37. Стеклянная камера, содержащая растения

Амплитуда вибрации, определяющая интенсивность раздражителя, измерялась градуированной шкалой, показанной справа. Температура регулировалась электрической нагревающей катушкой R. Для опытов по действию анестетиков пары хлороформа вводились через боковую трубку

почти полное восстановление за 12 сек. Когда температура постепенно повышалась, происходило непрерывное уменьшение ответа. Это уменьшение ответа с увеличением температуры является универсальным, но ускорение восстановления может быть справедливо только в индивидуальном случае (табл. 2).

Таблица 2
Ослабление ответа при увеличении температуры
(0,01 ϵ = 35 делений)

Температура, °C	Ответ	Температура, °C	Ответ
20	21	50	4
30	7,5	65	3
40	5,5		

У тканей редиса ответ исчезал полностью при 55°С, но у сельдерея при нагревании описанным способом полного уничтожения ответной реакции не наступало при 60°С или даже выше. Однако замечено продление периода восстановления при указанных высоких температурах. Я вскоре

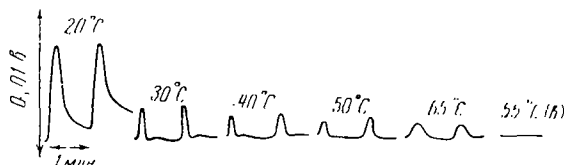


Рис. 38. Действие температуры на ответ
Ответ уничтожается горячей водой при температуре 55°С

понял причину этой явной аномалии. Метод, примененный в данном случае, был методом сухого нагрева, тогда как предшествующие опыты проводились с использованием горячей воды. Хорошо известно, что можно выдерживать температуру 100° без повреждения в камере с горячим воздухом в турецких банях, тогда как погружение в воду при температуре 100°С является смертельным.

Для того чтобы обнаружить, будут ли умирать черешки сельдерея воздействием горячей воды, их помещали на 5 мин. в воду при 55°С. Как видно из записи, это действительно убивало растение (рис. 38, в).

Увеличенная чувствительность как последствие изменения температуры. Очень интересным эффектом температурного изменения является заметное увеличение чувствительности, которое часто появляется как его

последствие. Сначала это я заметил в ряде наблюдений, где записи производились в период возрастания температуры и продолжались в то время, когда температура уменьшалась (рис. 39). Температура регулировалась электрическим нагревом. Было найдено, что ответы увеличивались в период охлаждения по сравнению с

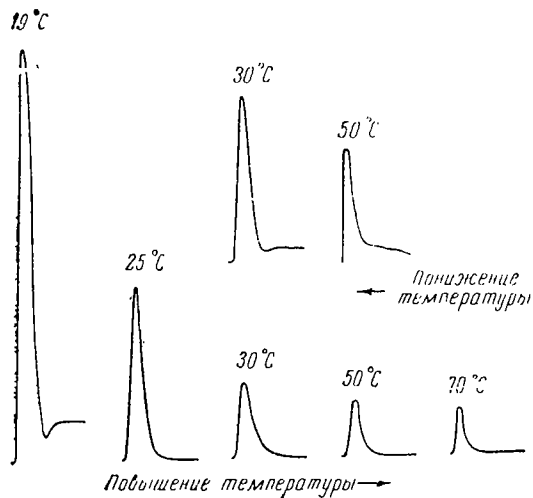


Рис. 39. Действие повышения и понижения температуры на ответ листовой капусты

ответами, полученными при тех же температурах во время нагревания (см. табл. 3). Таким образом, температурное изменение, кажется, имеет стимулирующее действие на ответ и некоторым образом увеличивает молекулярную подвижность. Вторая запись (рис. 40) показывает изменение ответа у эухариса 1) во время возрастания и 2) во время падения температуры. Рис. 41 дает кривую изменения ответа в периоды возрастания и падения температуры.

Точка температурного максимума. Мы видели, что в случае пониженной температуры ответ уничтожается в растениях, поражающихся холодом, подобных эухарис, раньше, чем в закаленных растениях, таких, как плющ и дуб. С другой стороны, растения неодинаково повреждаются высокими температурами. В случае, например, листовой капусты ответ исчезает после 10 мин. погружения в воду с температурой около 55° С, а у эухарис можно

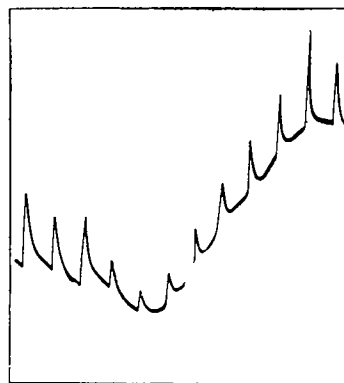


Рис. 40. Записи ответов эухариса Лилейного во время подъема и понижения температуры

Раздражитель постоянный и наносился с интервалами в 1 мин. Температура камеры с растением постепенно повышалась от включения тока в нагревательной спирали, при выключении тока температура постепенно уменьшалась. Температура, соответствующая каждой записи, приводится ниже. Повышение температуры: (1) 20°, (2) 20°, (3) 22°, (4) 38°, (5) 53°, (6) 68°, (7) 65°. Понижение температуры (8) 60°, (9) 51°, (10) 45°, (11) 40°, (12) 38°

наблюдать довольно заметный ответ после такого погружения; ответ не исчезает до тех пор, пока ткань эухариса не подвергнется в течение 10 мин. действию горячей воды при температуре 65° или даже выше. Причина большей способности сопротивляться нагреванию, вероятно, заключается в том, что эухарис является тропическим растением и содержится в теплицах, где сравнительно высокая температура.

Действие пара. После этого решили получить непрерывную запись, по которой можно проследить действия внезапно увеличенных температур, приводящих к смерти растения. Для этой цели растение помещалось в стеклянную камеру, в которую могли вводить пар. Были выбраны растения, которые дают устойчивый ответ. При введении пара, с последующим внезапным увеличением температуры, наблюдалось временное увеличение возбудимости. Однако оно быстро исчезало, и в течение 5 мин. растение было действительно убито, что графически иллюстрируется в записи (рис. 42).

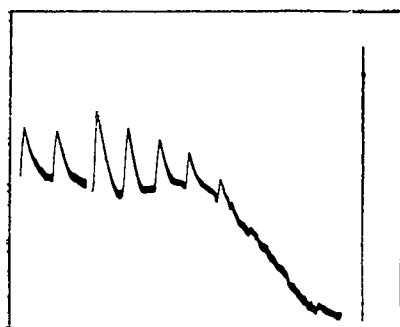


Рис. 42. Действие пара в уничтожении ответа

Две записи слева показывают нормальный ответ при 17°C . Внезапное нагревание паром вызывало сначала увеличение ответа, но 5-минутная экспозиция паром убивала растение (чорковь) и уничтожала ответ. Вибрационный раздражитель в 30° наносился с интервалом в 1 мин. Вертикальная линия равняется 0,1 b

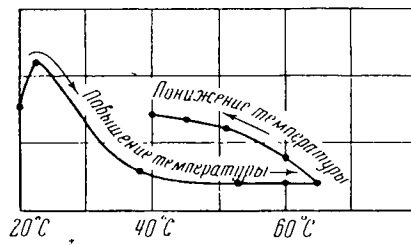


Рис. 41. Кривая, показывающая изменение ответа у эухариса при повышении и понижении температуры

Таким образом, видно, что те изменения жизненной активности, которые вызываются в растениях под влиянием температурных изменений, можно очень точно измерить электрическим ответом. Действительно, можно сказать, что не имеется другого метода, которым можно так удовлетворительно зарегистрировать момент прекращения жизнедеятельности. Обычно мы способны судить о гибели растения только после того, как начинают появляться различные непрямые признаки гибели, такие, как высыхание. Но в электрическом ответе мы имеем непосредственное указание задержки жизнедеятельности, и мы тем самым получаем возможность определить точку гибели, что невозможно сделать каким-либо другим методом.

Здесь можно упомянуть, что объяснение, предлагаемое Кункелом, о том, что ответ обусловливается движением воды в растении, является недостаточным, поскольку определенное раздражение при всех условиях, следующих за электрическим ответом, должно иметь неизменными интенсивность

Т а б л и ц а 3

Изменение ответа у кудрявой капусты при
повышении и понижении температуры

Температура, °C	Ответ (повышающаяся температура)	Ответ (температура падающая)
19	47 дел.	—
25	24 »	—
30	11 »	23 дел.
50	8 »	16 »
70	7 »	—

и знак ответа. Однако вместо этого мы находим ответ, глубоко измененный каким-нибудь влиянием, которое поражает жизнедеятельность растения. Например, ответ является максимальным при оптимальной температуре, при возрастании на несколько градусов происходит глубокое угнетение; ответ исчезает при максимальной и минимальной температурах и восстанавливается, когда подходит к оптимуму. Анестетики и яды уничтожают ответ. С другой стороны, мы имеем ответ обратного направления, когда ткань оказывается несвежей. Все эти факты показывают, что простое движение воды не может быть действительной причиной ответа растения.

Глава IX

ОТВЕТ РАСТЕНИЙ — ДЕЙСТВИЕ АНЕСТЕТИКОВ И ЯДОВ

Влияние анестетиков как тестов прижизненного характера ответной реакции — Действие хлороформа — Действие хлора — Действие формалина — Метод, в котором ответ не затрагивается изменением сопротивления — Преимущество метода блока — Действие дозы

Наиболее важным критерием, которым характеризуются жизненные процессы, является влияние на ответ наркотиков и ядов. Например, нерв, наркотизируемый хлороформом, показывает уменьшающийся ответ как результат действия анестетика (рис. 43). Аналогично этому различные яды действуют, постепенно уничтожая весь ответ. Таким же образом нерв убивается сильными щелочами и сильными кислотами. Я уже показал, как растения, которые обычно дают сильный ответ, после применения анестетиков или яда вообще не давали какого-либо ответа. В данных случаях это было только последней стадией, которую можно наблюдать. Но важно проследить процесс действия анестезирования или отравления. Однако имелось два условия, которые вначале было трудно преодолеть. В первую очередь, необходимо найти растения, которые в нормальных условиях не показывают утомления и дают в течение длительного времени однородные серии ответов. Непосредственные изменения в ответе под влиянием химических реагентов можно демонстрировать удивительным способом. И с небольшим затруднением можно получить образцы, в которых найдена хорошая закономерность ответа. Запись, приводимая на рис. 16, получена на редисе и показывает, как можно подобрать растения, в которых ответ абсолютно нормаль-

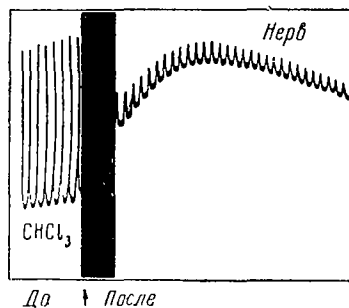


Рис. 43. Влияние хлороформа на ответ нерва (по Уоллеру)

ный. Редис подвергался одинаковым раздражениям с интервалом в 1 мин., причем в течение получаса не обнаруживалось ни малейшего изменения в ответах. Но, конечно, легче получить, как правило, серию ответов со слабыми ритмическими колебаниями. Даже в этих случаях влияние реагентов является также заметным и внезапным.

Для получения постоянного и сильного ответа я нашел лучшие объекты, такие, как морковь и редис, из которых отобранные растения дают наиболее

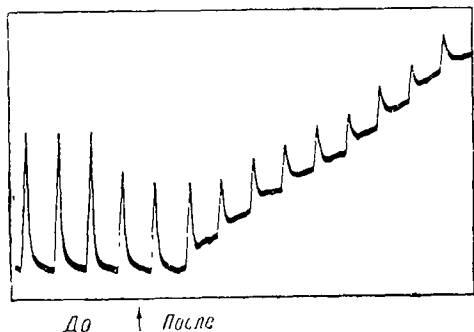


Рис. 44. Влияние хлороформа на ответы моркови

Раздражители при вибрации 25° с интервалами в 1 мин.

удовлетворительные результаты. Морковь была лучше в августе и сентябре, позже ее чувствительность быстро уменьшилась. В дальнейшем, пытаясь найти другие объекты, натолкнувшись на редис, который давал хорошие результаты в первой половине ноября; но действие мороза имело вредное влияние на его отзывчивость. Менее безупречными, чем эти объекты, но еще пригодными являются листовые черешки брюквы и цветной капусты. Следующие один за другим ответы в целом можно считать постоянными, хотя иногда отмечается странное чередование, которое, однако, имеет свою собственную закономерность.

Мое второе сомнение заключалось в том, является ли действие реагентов достаточно быстрым, чтобы зарегистрировать себя в течение фотографической записи. Конечно, это зависит, в свою очередь, от скорости, с которой ткани растения могут поглощать реактив и повреждаться им. Неожиданно для меня было найдено на примере с хорошими растениями, что действие проявлялось в течение короткого времени — около минуты.

Действие хлороформа. Метод изучения действия химических реагентов на растения подобен методу, применяемому к нерву; так, когда используются пары хлороформа, они вводятся внутрь камеры с растением. Когда реагенты жидкие, они наносятся под контакты А и В или вблизи них. Метод эксперимента (1) состоял в том, чтобы получить серии нормальных ответов на однородный раздражитель, применяемый с правильными интервалами времени, например 1 сек; запись велась на фотографическую пластинку. (2) Не прерывая этой записи, анестезирующий агент (пары хлороформа) вдувают внутрь закрытой камеры, содержащей растение. Хлороформ быстро производит подавление ответа (рис. 44), и его действие увеличивается со временем. В опытах с растениями иногда наблюдается то же самое интересное переме-

щение нулевой линии, как в нерве при действии тех же реагентов. Эта точка менее важна по сравнению с существенной точкой, в которой быстро восстанавливаются ответы.

Действие хлорала и формалина. Ниже я привожу (рис. 45, 46) две серии записей, одну для хлорала и другую для формалина. Реагенты применялись в виде раствора, который наносился на ткань в местах двух контактов, соприкасающихся с поверхностью. Интересны обнаруженные ритмические колебания в нормальном ответе, показанные на рис. 45. На этом же графике хорошо заметен резкий спад кривой в пределах минуты после применения хлорала.

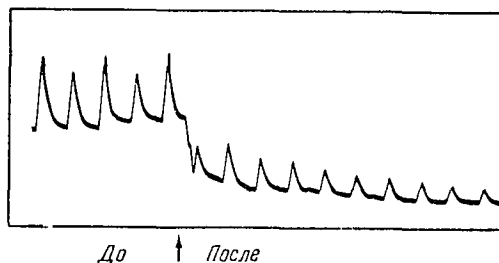


Рис. 45. Действие хлоралгидрата на ответы листового черешка цветной капусты
Вибрация 25° с интервалами в 1 мин.

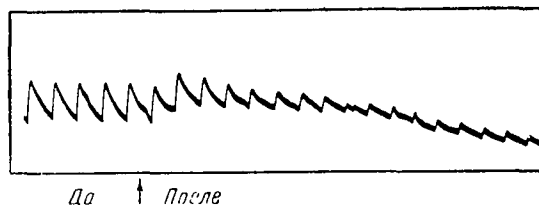


Рис. 46. Действие формалина (редис)

Ответ, не затронутый изменением сопротивления. Для того чтобы выяснить основное явление, я пока отложу рассмотрение некоторых трудностей. Чтобы определить влияние реагента на изменение возбуждаемости ткани, мы полагались на его действие в повышении или подавлении ответной ЭДС. Мы отмечаем это действие посредством гальванометрического отклонения. Если сопротивление цепи остается постоянным, тогда увеличение отклонения гальванометра будет точно указывать на повышенный или пониженный ответ ЭДС, благодаря большей или меньшей возбуждаемости ткани, вызванной реагентом. Однако при введении химического реагента сопротивление ткани может измениться. Вследствие этой причины изменение ответа, которое отмечается с помощью гальванометра, может быть произведено без какого-либо изменения ЭДС. Таким образом, наблюдаемое изменение ответа может быть частично вследствие изменения сопротивления, а также в результате изменения ЭДС в ответ на раздражитель. Однако имеет-

ся возможность определить, насколько наблюдаемый эффект является следствием изменения сопротивления, путем сравнения отклонений, производимых гальванометром при действии определенного малого ЭДС перед и после введения реагента. Если отклонения одинаковы в обоих случаях, то сопротивление не изменилось. Если в определениях оказывались какие-нибудь изменения, отклонения покажут сумму, и мы можем соответственно произвести расчет.

Однако нами принят другой метод, с помощью которого устраняется вся необходимость пересчета, и гальванометрические отклонения просто дают изменения ЭДС, не затронутые каким-либо изменением в сопротивлении ткани. Это делается введением очень большого и постоянного сопротивления во внешнюю цепь, тем самым другие сопротивления становятся относительно малыми. Поясним это примером. Взяв вегетативную ткань моркови, мы нашли, что ее сопротивление плюс сопротивление неполяризующихся электродов равно 20 000 ом. Введение химического реагента уменьшало его до 19 000 ом. Сопротивление гальванометра равно 1000 ом. Высокое внешнее сопротивление составляло 1 000 000 ом. Отношение изменения сопротивления, вызванного в цепи, т. е. 1000, к $(1\,000\,000 + 19\,000 + 1000)$ составляет одну часть на 1020. Следовательно, изменение гальванометрического отклонения вследствие изменения сопротивления меньше, чем одна часть к тысяче (см. рис. 49).

Преимущество метода блока. В этих исследованиях использовался метод блока вместо метода отрицательного изменения, и сейчас можно показать преимущества, которые он дает. В методе отрицательного изменения, при котором один контакт является поврежденным, химические реагенты действуют на поврежденный и неповрежденный участки неодинаково, и возможно, что этим неодинаковым действием изменялась разность потенциала покоя. Таким образом, гипотетически возможно, что при методе негативного изменения могли быть изменения в ответах, вызванные изменением потенциала покоя, а не вследствие стимулирующего или угнетающего действия реагента на ткань.

Блочным методом создаются два контакта на неповрежденных поверхностях, и действие реагентов на них является одинаковым. Таким образом, нет никакого преимущества одного контакта перед другим. Обнаруженные в этом случае изменения в ответе не являются следствием какого-либо случайного обстоятельства, а есть результат самого реагента. Для желаемого подтверждения действия реагента мы можем произвести чередование раздражений у концов А и В. Оба конца покажут одинаковое изменение. Приводим запись ответов, вызванных у двух концов листового черешка брюквы, раздраженных поочередно описанным способом. Использованный черешок был немного конусообразный, и вследствие этого ответы одного конца незначительно отличались от ответов другого конца, хотя раздражители были одинаковые. Несколько капель 10%-ного раствора NaOH наносилось

на оба конца. Видно, как быстро этот реагент уничтожил ответ обоих концов (рис. 47).

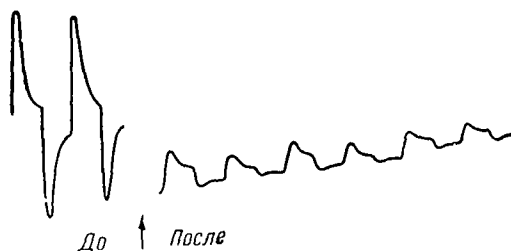


Рис. 47. Уничтожение ответа как на конце *A*, так и *B* действием NaOH

Раздражители при вибрации 30° наносились с интервалами в 1 мин. поочередно. Ответ полностью уничтожился через 24 мин после нанесения NaOH

Действие дозы. Иногда обнаруживается, что реагент действует подобно яду в больших количествах, а в малых дозах может действовать как стимулятор. Две записи рис. 48 показывают слабое стимулирующее действие очень

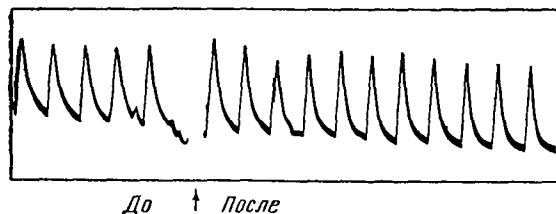


Рис. 48. Стимулирующее действие очень разбавленного раствора KOH

разбавленного KOH , и рис. 49 показывает почти полное уничтожение ответа действием того же реагента в больших дозах.

Таким образом, мы видим, что в свете рассмотренного последнего критерия, т. е. действия, вызываемого анестетиками или ядами, ответ растения выступает как тест явления жизни. В предшествующих главах мы нашли, что в случаях ответа негативным изменением, присутствием или отсутствием утомления, связи между раздражителем и ответом, видоизменением ответа

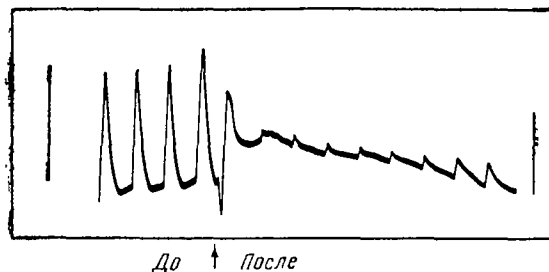


Рис. 49. Почти полное уничтожение ответа концентрированным раствором КОН

Две вертикальные линии отмечают отклонение гальванометра в 0,1 в до и после нанесения реагента. Нужно отметить, что общее сопротивление остается неизменным

высокими и низкими температурами, и даже в случайных ненормальных изменениях, таких, как положительный ответ в измененной ткани, ответные реакции строго соответствовали подобным явлениям в животных тканях. Оставшийся тест влияния химических реагентов, употреблявшийся нами, установил полный параллелизм, с одной стороны, между ответом растения и, с другой стороны, ответом животной ткани.

Глава X

ОТВЕТ В МЕТАЛЛАХ

Имеется ли ответ в неорганических веществах? — Опыт на олове, метод блока — Аномалии существующей терминологии — Ответ методом давления — Ответ методом повышения

Как мы видим, электрические признаки жизни не ограничиваются животными, а имеются также в растениях. И мы видели, что электрический ответ служит показателем жизненной активности растения, что с приостановкой этой жизненной активности электрический ответ также временно задерживается, как в случае анестезирующего действия, и навсегда, например под влиянием ядов. Таким образом, живые ткани — как животные, так и растительные — могут переходить из реакционного в нереакционное состояние, из которого позже они могут или не могут возвращаться.

До сих пор, как уже отмечали, электрический ответ у животных считался исключительно физиологическим явлением. Мы доказали различными опытами, что ответ в растениях носит такой же характер. И мы видели, что физиологическими явлениями в общем считаются те, которым нельзя дать физическое объяснение. При этом предполагалось, что они обусловлены действием некоторой неизвестной жизненной силы, существующей в живых веществах и дающей подъем электрического ответа на раздражение как одного из ее проявлений.

Имеется ли ответ в неорганических веществах?¹ Вопрос для нас заключается в том, чтобы исследовать приписываемый сверхфизический характер этих явлений под влиянием раздражений у неорганических веществ и установить, вызывается или не вызывается изменение одинакового электриче-

¹ Идя еще одним путем исследования, я получил ответ на электрический стимул в неорганических веществах, используя метод электропроводности (см.: «De la Généralité des Phénomènes Moléculaires Produits par l'Electricité sur la Matière Inorganique et sur la Matière Vivante». — «Travaux du Congrès International de Physique», Paris, 1900; а также. «On Similarities of Effect of Electric Stimulus on Inorganic and Living Substances». — «British Association, 1900, см. Electrician») [16]. Чтобы выявить параллелизм во всех деталях между неорганическим ответом и ответом живого, в следующих главах брался метод измерения электродвижущих сил, используемый физиологами.

ского ответа, который как предполагалось, является специфической характеристикой живых веществ. Мы будем использовать ту же аппаратуру и тот же способ раздражения, как при получении ответа у растений, только заменим стебель растения металлической проволокой, например, оловянной (рис. 50). Вместо олова можно использовать и другой металл.

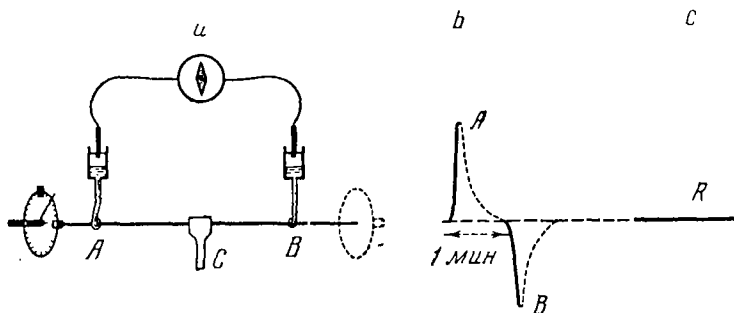


Рис. 50. Электрический ответ у металлов

a — метод блока; *b* — равные и противоположные ответы, когда раздражаются концы *A* и *B*; пунктирные участки кривых показывают восстановление; *c* — уравнивающий эффект, когда оба конца раздражаются одновременно

Опыты на олове, метод блока. Допустим, мы берем кусок оловянной проволоки¹, у которой все напряжения предварительно удалены прокаливанием, и держим его в середине у *C*. Если напряжения были удачно удалены, *A* и *B* становятся изоэлектрическими, и ток не проходит через гальванометр. Если *A* и *B* не являются строго одинаковыми, будет наблюдаться слабый ток. Но это не влияет существенно на результаты, поскольку слабый существующий ток присоединится алгебраически к току ответа.

Если мы будем раздражать конец *A* ударом или еще лучше скручивающей вибрацией, то обнаружим временный «ток действия» в проволоке, который течет от *B* к *A*, от нераздраженного к раздраженному, и в гальванометре от раздраженного к нераздраженному. Раздражение в точке *B* будет давать подъем тока в противоположном направлении.

Опыт, который показывает балансирующий эффект. Если проволоку осторожно прокалить, молекулярное состояние ее различных участков будет приблизительно одинаково. Если такую проволоку держать у «балансирующей точки» (которая находится около середины) зажимом, быстрая вибрация, например в 90°, подаваемая на *A*, будет производить отклонение на-

¹ «Оловом» обозначается сплав олова и свинца, используемый как электрический предохранитель.

правленное вверх. Если вибрация в 90° подается в B , получается такое же отклонение, направленное вниз. Если теперь одновременно вибрируют оба конца A и B , ответное изменение ЭДС в двух концах будет непрерывно балансировать и «зайчик» гальванометра будет оставаться неподвижным (рис. 50 A, B, R). Этот баланс поддерживается, когда блок удаляется и проволока вибрируется как целое. Необходимо помнить, что при постоянной длине проволоки интенсивность раздражения увеличивается с амплитудой вибрации. С другой стороны, если поддерживать амплитуду постоянной, интенсивность раздражения увеличивается при укорачивании проволоки. Следовательно, если зажим переместится из балансирующей точки к A , одновременная вибрация A и B на 90° будет теперь давать равнодействующее направленное вверх отклонение «зайчика», показывающее, что в A ответ становится теперь сравнительно сильнее. Таким образом, поддерживая неподвижным текущий кругооборот и только передвигая зажим с левой стороны, переноса балансирующую точку к правой стороне, мы получаем или положительный, или нулевой, или отрицательный равнодействующий эффект.

В олове вызванный ток проходит из менее к более возбужденной точке. В сетчатке также находим ток действия, текущий от менее раздраженного к более раздраженному участку, и он известен как положительный ответ. Мы полагаем, что нормальный ответ олова является подобным образом положительным. Подобно тому, как ответ сетчатки или нерва при определенных молекулярных условиях испытывает обратные направления, при этом положительный превращается в отрицательный, а отрицательный в положительный, так будет показано, что ответ в металлической проволоке при определенных условиях испытывает также обратное направление.

Аномалии настоящей терминологии. Когда не имеется тока повреждения, отдельный ток ответа едва ли может быть назван отрицательным или положительным *изменением*. Такая номенклатура является исключительно произвольной, и приводит, как будет показано, к большой путанице. Как уже говорилось, должна быть более определенная терминология, свободная от недоразумений, чтобы считать ток по направлению к более раздраженному участку положительным и ток по направлению к менее раздраженному, в ткани или проволоке, отрицательным.

Раздраженный конец проволоки, скажем конец A , таким образом становится цинкоидом, т. е. ток через электролит (неполяризующиеся электроды с гальванометром в цепи) идет из A к B и через наружную цепь от менее раздраженного B к более раздраженному A . Наоборот, когда B раздражается, ток действия течет в цепи в противоположном направлении. Этот положительный ответ является более обычной формой, но имеются случаи, когда ответ оказывается отрицательным.

Для того чтобы показать, что стимулированная проволока становится цинкоидом, а также показать еще раз аномалии, которые нам могут помешать

принять более определенную терминологию, чем терминология отрицательного изменения, приведем следующий опыт (рис. 51).

Возьмем брусок, одна половина которого цинковая, а другая половина— медная и они скреплены в середине, так что нарушение, произведенное на одном конце, не может достичь другого; два конца присоединяются к гальванометру посредством неполяризующихся электродов. Ток через электролит (неполяризуемые электроды и гальванометр) будет течь слева направо.

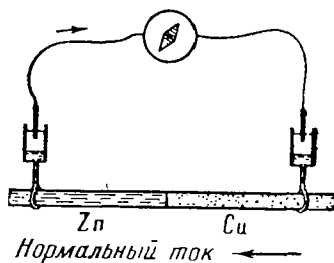


Рис. 51. Ток ответа по направлению к раздраженному концу.

С того момента, когда раздражается Cu, ток действия, нормальная ЭДС уменьшается ($0,85 - 0,009$ в). Когда раздражается Zn, ток действия, нормальная ЭДС увеличивается ($0,85 + 0,013$ в)

Мы должны помнить, что металлы при раздражении обычно становятся, в электрическом смысле, более цинкоподобными. При вибрации медного конца (принимая во внимание, что медный конец будет более цинкоподобным) разность потенциала между цинком и медью должна уменьшиться, и ток, текущий в цепи, поэтому должен быть уменьшенным. Однако вибрация цинкового конца должна увеличивать разность потенциалов и должен увеличиться ток при раздражении цинка.

В опыте (рис. 51) ЭДС между цинковым и медным концами равнялась $0,85$ в. Это балансировалось потенциометрическим устройством, так что «зайчик» гальванометра возвращался к нулю. При вибрации цинковой проволоки получали отклонение на 33 единицы в направлении, которое показывало *увеличение* ЭДС. При остановке вибрации зайчик света возвращался к нулю. Однако при вибрации медной проволоки получали отклонение на 23 единицы в противоположном направлении, которое показывало *уменьшение* ЭДС. Это кратковременное ответное изменение исчезало при прекращении нарушения.

При нарушении баланса потенциометра было обнаружено отклонение гальванометра вследствие известного увеличения ЭДС, из которого

определялось абсолютное изменение ЭДС, вызванное нарушением меди или цинка.

Таким образом, найдено, что раздражение цинка увеличивало разность потенциала на 15 единиц из 1000, тогда как раздражение меди уменьшало его на 11 единиц из 1000. Согласно старой терминологии, ответ вследствие раздражения цинка должен рассматриваться как положительное изменение, ответ меди — как негативное. Однако ответы не являются существенно противоположными по характеру, так как при этом ток действия в бруске идет в обоих случаях по направлению к более возбужденному. По этой причине будет предпочтительным, как уже говорили, употреблять термины «положительный и отрицательный по направлению», положительный — когда ток в действующем веществе направлен к более возбужденному, и отрицательный, — когда ток направлен к менее возбужденному участку. Метод блока является, как уже было показано, более совершенным для изучения этих ответов.

В опыте (рис. 50), когда блок уничтожается и проволока ударяется посередине, волна молекулярного нарушения достигает *A* и *B*. Механическое и сопутствующее электрическое нарушение достигнет в этих точках максимума и затем постепенно упадет. Равнодействующий эффект в гальванометре будет обусловлен $E_A - E_B$, где E_A и E_B являются электрическими изменениями, произведенными раздражителями в *A* и *B*. Электрические изменения в *A* и *B* будут постоянно балансировать друг друга, и равнодействующий эффект на гальванометре будет равен нулю: а) если возбуждающее нарушение достигает *A* и *B* в одно и то же время и с одинаковой интенсивностью; б) если молекулярное состояние является сходным в двух точках; в) если скорость подъема и падения возбуждения одинакова в двух точках. Для того чтобы равнодействующий эффект мог выявиться в гальванометре, вещества должны быть так устроены, чтобы нарушение могло достичь одной точки, скажем, *A*, а не *B* и *vice versa*. Это осуществлялось в методе с блоком посредством зажима. С другой стороны, результирующая разница в действии может быть получена даже, когда нарушение достигает *A* и *B*, если электрическая возбудимость одной точки увеличивается или уменьшается физическими или химическими средствами. В главе XVI в деталях будет описано действие химических реагентов в процессах повышения или уменьшения возбудимости. Таким образом, имеются еще два метода получения результирующего действия: 1) методом относительного подавления, 2) методом относительного повышения.

Электрический ответ методом подавления. Таким образом, мы можем понижением или уничтожением возбудимости одного конца посредством соответствующих химических реагентов (так называемый метод повреждения) получить ответ в металлах без блока. Всю проволоку целиком можно затем стимулировать и получить результирующий ответ вследствие разности между возбудимостью двух концов. Берется кусок оловянной прово-

локи и один нормальный контакт делается у A (полоска ткани, смоченная водой, или очень разбавленным соевым раствором). Возбудимость в точке B понижается несколькими каплями сильной щелочи или щавелевой кислоты. При применении последней будет маленькая разность потенциалов между A и B , которая произведет смещение нуля. Посредством потенциометра зайчик гальванометра можно возвратить к первоначальному положению. Смещение нуля не будет воздействовать на основной резуль-

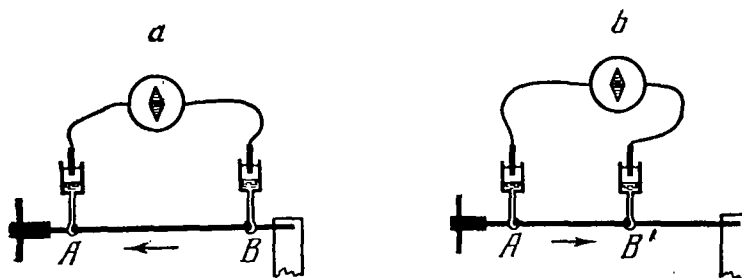


Рис. 52. Ответ методом угнетения (без блока)

Когда проволока раздражается как целое, ток ответа течет по направлению к более возбудимому концу

В a A — нормальный контакт, B — был угнетен щавелевой кислотой; ток ответа идет в направлении к более возбудимому концу A ; В b используется тоже проволока, только A — угнетается щавелевой кислотой, а нормальным контактом делается свежая точка B' , немного влево от B (a). Ток ответа направляется от A к более возбудимому B'

тат. Действие механического раздражителя должно производить временный электродвижущий ответ, который накладывается алгебраически на существующую разность потенциалов. Отклонение произойдет от измененного нуля, к которому зайчик возвращается в процессе восстановления. Теперь при раздражении всей проволоки, например скручивающей вибрацией, ток ответа будет по направлению к более возбужденному концу, т. е. от B к A (рис. 52 a).

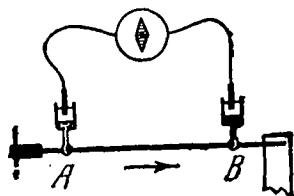


Рис. 53. Метод повышения

Контакт B делается более возбудимым при помощи химического раздражителя (Na_2CO_3). Ток ответа течет по направлению к более возбудимому концу B

Подтверждающий обратный опыт можно сделать на том же куске проволоки. Нормальный контакт водой или соевым раствором делается теперь у B' , немного влево от B . Возбудимость A уменьшается щавелевой кислотой. При стимуляции всей проволоки находим, что ток ответа течет в противоположном направлении, т. е. от A к B' , но от относительно менее к относительно более возбужденному концу (рис. 52 b).

Из этих опытов видно, как в одной и той же проволоке ответный ток течет сначала в одном направлении, а затем в другом, что абсолютно соответствует теоретическим соображениям.

Метод повышения. Еще более поразительное подтверждение этих результатов можно получить обратным процессом сравнительного повышения отзывчивости контакта. Это можно выполнить путем повреждения одного

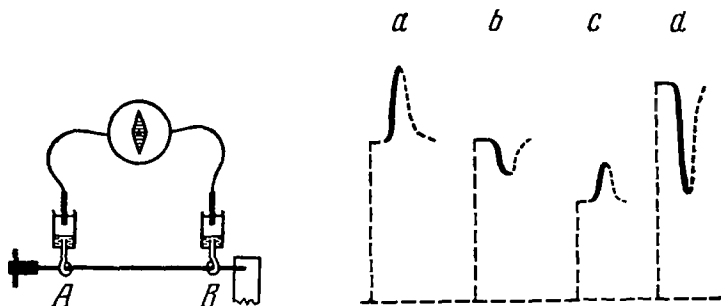


Рис. 54.

	Постоянный ток	Ток ответа
<i>B</i> обработан углекислым натрием	→	→
<i>B</i> обработан щавелевой кислотой	→	←
<i>B</i> обработан очень разбавленным едким калием	→	→
<i>B</i> обработан концентрированным едким калием	→	←

Ответный ток всегда направлен к более возбудимой точке

a — ответ, когда *B* обрабатывается углекислым натрием — явное положительное изменение; *b* — ответ, когда *B* обрабатывается щавелевой кислотой — явное отрицательное изменение; *c* — ответ, когда *B* обрабатывается очень слабым раствором едкого калия — положительное изменение; *d* — ответ, когда *B* обрабатывается сильным раствором едкого калия — отрицательное изменение.

Ответ идет вверх, когда *B* — более возбудимый, и вниз, когда *A* — более возбудимый.

Линии — — — — — отмечают отклонение вследствие постоянного тока

контакта, например *B*, реагентом, который, подобно Na_2CO_3 , повышает электрическую возбудимость. При стимуляции проволоки ответный ток направлен к более возбудимому концу *B* (рис. 53).

Приводим четыре записи (рис. 54), которые ясно показывают ответы, полученные методами относительного подавления или повышения. В случае *a* точка *B* повреждается возбуждающим Na_2CO_3 , постоянный ток течет от *A* к *B*, ответ на раздражитель — в том же направлении, как и постоянный ток (положительное изменение). В случае *b* точка *B* повреждается следами понижающей щавелевой кислоты, постоянный ток течет в том же

направлении, как прежде, а ток ответа — в противоположном направлении (отрицательное изменение). В случае *c* точка *B* повреждается разведенным КОН, ответ выражается положительным изменением. В случае *d* точка *B* повреждается сильным КОН, ответ теперь выражается отрицательным изменением. Последние два результата, очевидно аномальные, и являются следствием факта, который будет обсуждаться позже. КОН в небольших количествах оказывает возбуждающее влияние, а в больших количествах — понижающее.

Таким образом, мы видим, что можно получить ответ: 1) методом блока, 2) методом повреждения или относительного уменьшения отзывчивости одного контакта и 3) методом относительного повышения отзывчивости контакта. Во всех этих случаях точно так же мы получаем стойкий ток действия, который в олове является обычно положительным или распространяется по направлению к относительно более возбужденному участку.

Глава XI

НЕОРГАНИЧЕСКИЙ ОТВЕТ — ВИДОИЗМЕНЕННЫЙ АППАРАТ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ОТВЕТА В МЕТАЛЛАХ

Условия получения количественных измерений — Видоизменение метода блока — Вибрация элемента — Применение раздражителя — Градуировка интенсивности раздражителя — Соображения, показывающие, что электрический ответ обуславливается молекулярным нарушением — Прочный эксперимент — Молекулярный гальванический элемент

Мы уже видели, что металлы отвечали на раздражение изменением ЭДС точно так же, как животные и растительные ткани. Мы должны посмотреть: или сходство распространяется только на этот момент, или идет еще дальше; являются ли подобными ответные кривые живого и органического вещества и видоизменяется ли ответная кривая неорганического вещества, как было найдено для ответа живого, под влиянием внешних факторов. Если так, то являются ли видоизменения одинаковыми? Какие эффекты накладываются раздражителем? Имеется ли утомление? Если имеется, то каким образом оно воздействует на кривые? И наконец, повышается или понижается ответ металла при действии химических реагентов?

Условия получения количественных измерений. Для того чтобы довести до конца эти исследования, необходимо устранить все источники неопределенности и получить количественные измерения. В начале этой попытки возникло много трудностей, но они устранялись применением следующих изменений в экспериментах. В ранее описанном простом устройстве для количественной демонстрации ответа в металлах последующие эксперименты не дадут результатов, которые будут строго сравнимы: 1) если сопротивление цепи не поддерживается постоянным. Это вызывает необходимость применить некоторую схему для поддержания электролитических контактов *A* и *B* абсолютно неизменными. Они не должны иметь каких-либо сдвигов или изменений; 2) должны также быть какие-то средства для применения последующих раздражителей равной интенсивности; 3) для будущих опытов необходимо иметь какой-то способ постепенного увеличения или уменьшения раздражителя определенным образом.

Видоизменение метода блока. При рассмотрении следующих экспериментальных видоизменений метода блока (рис. 55) легко найдем, что построена совершенная модель аппарата, в котором все эти условия учтены. При этом существенно соблюдать введение полного блока на середине проволоки так,

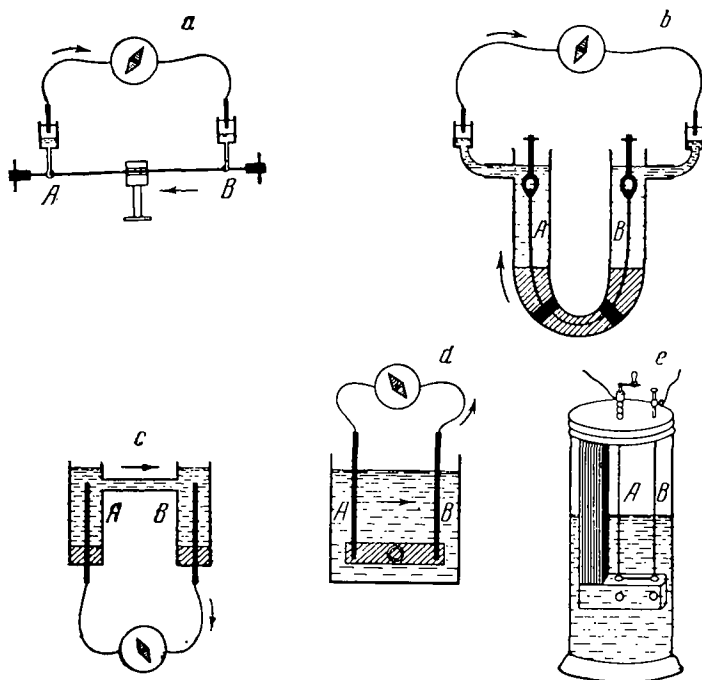


Рис. 55. Последовательные изменения метода блока от «прямой проволоки» (а) до «элемента» (е)

Когда возбуждается А, ток ответа в проволоке идет от менее возбужденного В к более возбужденному А. Заметим, что хотя ток ответа постоянный по направлению, отклонение гальванометра в *d* противоположно отклонению в *b*

чтобы разрушение одной половины не достигало другой, а также создание совершенного электролитического контакта для электродов, соединяющих с гальванометром.

Начиная от ранее описанного простого устройства, где узкая проволока зажимается в середине (рис. 55а), мы достигаем следующего в устройстве *b*: здесь проволока АВ помещается в U-образную трубку и зажимается по середине плотно прилегающей пробкой. Расплавленный парафин нали-

вается до определенной глубины в изгиб трубки. Два колена трубки заполняются водой до полного погружения концов *A* и *B*. Соединение делается неполяризующимися электродами у краев трубки. Вибрацию можно сообщить или *A* или *B* посредством эбонитового зажима в верхних концах проволоки *AB*.

Как будет видно, два колена трубки, заполненные водой, выполняют роль полоски смоченной ткани, использованной в последнем опыте для электрического соединения с отводящими электродами. Этот метод имеет то преимущество, что здесь нет никакого перемещения контакта или изменения поверхности, причем контакт между проволокой и окружающей жидкостью является полным и постоянным.

При новой вибрации конца *A* оловянной проволоки посредством эбонитового зажимного держателя видно, что ток течет от *B* к *A* через проволоку — т. е. по направлению к возбужденному участку — и от *A* к *B* в гальванометре.

Следующее изменение (*c*) заключается в том, чтобы гальванометр от электролита подсоединить к металлической электрической цепи, т. е. ввести его в место разреза проволоки *AB*, при этом верхняя часть цепи непосредственно соединяется электролитом. Вибрация *A* теперь даст повышение ответного тока, который течет в металлической части электрической цепи с вставленным гальванометром от *B* к *A*. Мы видим, что хотя направление тока является таким же, как в последнем случае, однако отклонение гальванометра теперь обратное и очевидна причина, поскольку гальванометр вставлен в металлическую, а не в электролитическую часть цепи.

Следующее устройство (*d*) состоит из предшествующего, но помещенного вверх дном. Здесь *A* и *B* держатся параллельно друг другу в электролитической ванне (вода). Механическую вибрацию теперь можно применить в *A* без воздействия *B* и *vice versa*. Схематическое изображение настоящего аппарата дано на рис. 55*e*.

Два куска от одного образца проволоки зажимаются отдельно в их нижних концах посредством эбонитовых винтов в *L*-образный кусок эбонита. Проволоки прикрепляются в их верхних концах двумя электродами, ведущими к гальванометру. Проволоки умеренно и равномерно растягиваются при помощи спиральной пружины. Ручка, с помощью которой скручивающая вибрация передается проволоке, может скользить у одного из двух электродов. Амплитуда вибрации измеряется посредством градуированного круга.

Из этого устройства видно:

1) что элемент, изображенный на *e*, является в основном таким же, как на *a*;

2) поскольку проволоки в элементе погружаются на определенную глубину в электролит, имеется всегда полный и постоянный контакт между проволокой и электролитом. Таким образом, трудность с нарушением изменения контакта исключается;

3) когда проволоки *A* и *B* зажимаются внизу отдельно, мы можем произвести внезапное молекулярное нарушение или в *A* или *B*, сообщая быструю возвращающуюся (скручивающую) вибрацию вокруг вертикальной проволоки как оси. Так как проволока *A* отделяется от *B*, разрушение одной не будет воздействовать на другую. Вибрация проволоки *A* производит ток в одном направлении, вибрация проволоки *B* — в противоположном. Таким образом, мы имеем метод проверки каждого опыта получением подтверждающего и противоположного эффекта.

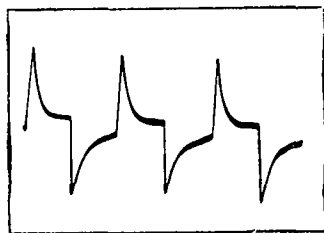


Рис. 56. Одинаковый и противоположный ответы, проявляемые *A* и *B*

Когда две проволоки доведены точно до одинакового молекулярного состояния процессами прокаливания или вытягивания, эффекты, полученные на *A* или *B* любым определенным раздражителем, являются всегда равными (рис. 56).

Обычно я ввожу внешнее сопротивление, изменяя его от одного до пяти млн. ом, согласно чувствительности проволоки. Сопротивление электролита в элементе является, таким образом, относительно малым, и гальванометрическое отклонение пропорционально изменениям ЭДС. Всегда рекомендуется иметь высокое внешнее сопротивление, так как этим возможно не только держать отклонения в пределах шкалы, но и избежать слабых случайных нарушений.

Градуирование интенсивности раздражителя. Если теперь сообщается быстрая скручивающая вибрация *A* или *B*, то вызывается изменение ЭДС. Если амплитуда вибрации поддерживается постоянной, то последовательные ответы — в веществах, которые, подобно олову, не проявляют утомления, — являются абсолютно идентичными. Но так как амплитуда вибрации увеличивается, ответ будет также увеличенным (см. гл. XV).

Амплитуда вибрации измеряется градуированным кругом (рис. 57). Проектирующая стрелка, соединенная с верхней частью вибратора, движется между закрепленной и скользящей точками (*S* и *S'*), одна на нулевой точке шкалы, другая подвижная. Амплитуду вибрации таким образом можно предопределить приспособлением скользящей точки. Таким путем мы можем получить или однородный или определенно градуированный раздражитель.

Соображения, показывающие, что электрический ответ обусловлен молекулярным нарушением. Электродвижущая сила изменяется с веществом. При наложении раздражителей относительно высокое значение получается в олове, достигая иногда около 0,5 в, тогда как в серебре электродвижущее изменение равняется только около 0,01 этой величины. Однако интенсивность ответа не зависит от химической активности вещества, так ЭДС в относительно химически инертном олове больше, чем в цинке. С дру-

гой стороны, знак ответа, положительный или отрицательный, иногда видоизменяется от молекулярного состояния проволоки (см. гл. XII).

Что касается электролитов, т. е. разведенного раствора NaCl , разведенного раствора двуххромовокислого калия и т. п., они являются нормальными в своем действии, т. е. электрический ответ в таких электролитах является практически таким же, как в воде. Обычно использовали водопроводную воду как электролит. Цинковые проволоки в растворе ZnSO_4 дают ответы, подобные воспроизводимым, например, Pt или Sn в воде.

Проверочный опыт. Можно быть убежденным, что эффект ЭДС обуславливается до некоторой степени 1) трением вибрирующей проволоки против потока жидкости или 2) некоторым неизвестным поверхностным действием в проволоке у контакта жидкой и воздушной поверхностей. Это второе возражение полностью снимается при изменении опыта (рис. 55b): в проволоке возникает ответ, когда она целиком погружена в воду. Таким образом, в этом случае изменение поверхности полностью исключается.

Однако оба эти вопроса могут быть подвергнуты определенной и окончательной проверке. Когда проволока зажимается внизу и ей сообщается вибрация, производится сильное молекулярное нарушение. Если теперь ее осторожно освободить из зажима и вращать вперед и назад, должно произойти небольшое молекулярное нарушение, если вообще жидкостное трение и поверхностное изменение останутся. Действие любого слабого нарушения, появившегося вследствие колебания проволоки, должно быть сравнительно очень маленьким.

Мы можем, таким образом, определить действие жидкостного трения и поверхностного действия повторением опыта с зажимом и без зажима. В оловянном проволоочном элементе с введенным выше сопротивлением, равным 1 млн. ом, проволока A подвергалась серии вибраций в 180° , и было получено соответствующее отрицательное отклонение на 210 делений. Это отклонение получается при вибрации проволоки B . Затем проволока A освобождается из зажима так, чтобы она могла вращаться назад и вперед в воде посредством ручки. При вибрации проволоки A получено незаметное отклонение, таким образом, показано, что ни водное трение, ни поверхностное изменение не могли что-нибудь сделать с

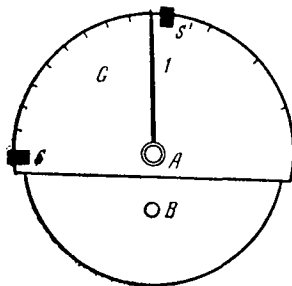


Рис. 57. Вид вибрационной камеры сверху

Амплитуда вибрации определяется посредством передвижных ограничителей SS' , укрепленных на краю градуированной шкалы G . Указательная стрелка I движется между ограничителями. (Вторая указательная стрелка соединена с B , но вторая шкала не показана.)

электрическим действием. Вибрация неподвижно зажатой проволоки приводит к нормальному сильному отклонению.

Поскольку ток поддерживался абсолютно одинаковым в двух различных сериях опытов, эти результаты окончательно доказывают, что ответная ЭДС обуславливается исключительно молекулярным нарушением, произведенным механической вибрацией в испытываемой проволоке.

Таким образом, можно сделать новый теоретически интересный молекулярный гальванический элемент, в котором два элемента состоят из одного и того же металла. Молекулярное нарушение является в этом случае главным источником энергии. Однажды сделанный элемент можно поддерживать в рабочем порядке в течение некоторого времени при доливании небольшого количества вазелина, чтобы предотвратить испарение жидкости.

Дальше, в следующих главах многочисленными примерами покажем, что любые условия, которые увеличивают молекулярную подвижность, будут также увеличивать интенсивность ответа, и наоборот, любые условия, имея обратное действие, будут подавлять ответ.

Глава XII

НЕОРГАНИЧЕСКИЙ ОТВЕТ — МЕТОДЫ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ ПОСТОЯННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Приготовление проволоки — Действие обычного раздражителя

Я теперь опишу в деталях ответные кривые, полученные у металлов. Изменения ЭДС, получающиеся на металлах от различных раздражителей, как было сказано, составляют от 0,4 до 0,01 в. И когда имеются молекулярные явления, действие будет также зависеть от молекулярного состояния проволоки.

Приготовление проволоки. Для того, чтобы получать постоянные результаты, необходимо привести саму проволоку в нормальное состояние для опыта. Тот факт, что в элементе наблюдается напряжение и последствие этого напряжения, может быть причиной нерегулярности ответа.

Для приведения проволоки в нормальное положение могут быть использованы один или все следующие методы. 1) Проволоки обычно наматываются на катушки. Это целесообразно, чтобы выпрямлять и придавать определенную длину перед монтированием, поддерживая ее вытянутой и протирая ее сверху и снизу куском ткани. После промывания водой проволока готова для монтирования элемента. 2) Элемент обычно заполняется водопроводной водой и выдерживается некоторое время, в течение которого он увеличивает чувствительность. Эти приемы являются обычно достаточными, но временами случается, что проволока приходит в ненормальное состояние.

Найдено, что в случае 3) полезно обратиться к процессу прокаливания. Если ответ имеет молекулярный феномен, тогда любое уменьшение молекулярной подвижности должно уменьшить интенсивность. В данном случае мы можем ожидать, что прокаливание ведет к увеличению ответной чувствительности. Этот вывод действительно хорошо подтверждается в записи рис. 58. В рассматриваемом случае метод удобно применять при токе горячей воды в элемент, а затем дать постоять и медленно охладить. Первые три пары ответов получены стимулированием проволоки *A* и *B* отдельно, установленных в элементе, который наполнен водой. Горячая вода затем заменяется, и элемент начинает охлаждаться и возвращаться к своей первоначальной температуре. После этого было получено шесть последующих пар отве-

тов. Этот полезный эффект прокаливания не приводит к каким-либо случайным обстоятельствам. Это видно из того факта, что чувствительность одинаково увеличивается у *обеих* проволок. 4) В дополнение к способу прокаливания обе проволоки можно коротко замкнуть и подвергнуть вибрации в течение определенного времени. Наконец, 5) незначительное вытягивание *in situ*, как найдено будет, также иногда выгодно. Для этой цели сделано винтовое устройство.

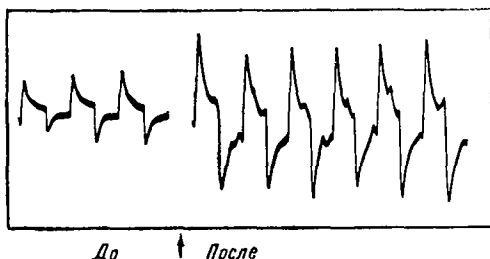


Рис. 58. Действие прокаливания на увеличение ответа у проволоки как в *A*, так и в *B* (олово)

Раздражители (вибрация в 160°) наносились с нитер-валами в 1 мин

При помощи одного или всех этих методов с небольшим навыком можно привести проволоки в нормальное состояние. Ответы впоследствии становятся необычайно постоянными, поскольку нет причин, по которым точные результаты не должны получаться.

При помощи одного или всех этих методов с небольшим навыком можно привести проволоки в нормальное состояние. Ответы впоследствии становятся необычайно постоянными, поскольку нет причин, по которым точные результаты не должны получаться.

Действие одиночного раздражителя. В приводимом рисунке (рис. 59) дана серия, состоящая из отдельных ответных кривых на одиночные раздражители одинаковой интенсивности, амплитуда вибрации также постоянна. Точная воспроизводимость ответа отмечается в этой записи. Проволока после продолжительного периода покоя может быть в ненормальном состоянии, но после короткого периода стимуляции ответ становится необычайно регулярным, что можно заметить на приводимом рисунке. Как уже отмечалось, олово почти не утомляется, и мы часто получали несколько сот следующих друг за другом ответов, показывающих практически отсутствие утомления. На рисунке может быть отмечено, что поднимающаяся часть кривой крутая, а восстанавливающаяся вогнута к абсциссе. В первой части падение идет относительно быстрее, а в последних — медленнее. Поскольку электрическое изменение сопутствует эффекту молекулярного нарушения (временное выведение из молекулярного равновесия), то прекращение наружного раздражения, т. е. возбужденного состояния, отражается в электрическом равновесии, пропадая с возвращением молекул в состояние равновесия. Этот процесс несомненно отражается в кривой восстановления.

У различных металлов неодинаковы периоды восстановления, и это снова вызывается некоторым действием, которое обуславливается молекулярными условиями.

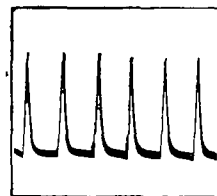


Рис. 59. Однородные ответы в олове

Что возбужденное состояние остается некоторое время после прекращения раздражений и несомненно наблюдается, может быть показано, если поддерживать гальваническую цепь открытой во время применения раздражителя. После его прекращения оно обнаруживается в виде быстро ослабляющегося изменения в короткий интервал времени. Скорость восстановления непосредственно после прекращения раздражения быстро падает, но следы напряжения продолжают короткое время.

Глава XIII

НЕОРГАНИЧЕСКИЙ ОТВЕТ — МОЛЕКУЛЯРНАЯ ПОДВИЖНОСТЬ: ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ОТВЕТ

Действия молекулярной инерции — Увеличение периода восстановления при перенапряжении — Молекулярная модель — Уменьшение молекулярной медлительности, сопровождаемое ускоренным восстановлением и повышенным ответом — Влияние температуры — Видоизменение латентного периода и периода восстановления действием химических реагентов — Двухфазное изменение

Мы видели, что раздражение вещества вызывает электрическое изменение, и что реагирующее вещество постепенно восстанавливается после влияния раздражителя. В дальнейшем мы изучим изменение формы ответных кривых при различных воздействиях.

Для того чтобы изучить эти воздействия, мы практически должны использовать высокочувствительный гальванометр в качестве регистратора изменений ЭДС. Это вызывает необходимость применять инструмент со сравнительно длинным периодом качания стрелки или висящей спирали (по Д'Арсонвалю) ^[13]. Однако вследствие инерции записывающего гальванометра имеется запаздывание в записях изменений ЭДС. Но это можно отличить от действия молекулярной инерции самого вещества сравнением двух последовательных записей, произведенных тем же инструментом, в одной из которых последний эффект относительно отсутствует, а в другой — присутствует. Мы хотим, например, узнать, является ли ЭДС эффектом механического раздражителя мгновенным или, с другой стороны, немедленно исчезает. Мы сначала берем гальванометрическую запись внезапного введения и прекращения ЭДС в цепи, содержащей вибрирующий элемент (рис. 60a). Затем получаем запись эффекта ЭДС, произведенного раздражением с помощью простой вертикальной вибрации. Для того чтобы создать условия в двух опытах с подобными аномалиями в измерении ЭДС, потенциометр предварительно настраивается, чтобы давать отклонения, приблизительно равные отклонению, вызываемому раздражителем. Вертикальная вибрация совершалась в четверть секунды, и контакт с потенциометрическим током также длился в течение того же времени.

Затем запись получалась следующим образом. Записывающий барабан имел большую скорость — 6 дюймов в минуту, где одно небольшое деление представляет секунду. Батарейный контакт в главной потенциметрической цепи тока замыкали в течение четверти секунды, как только что отмечено, и получали запись эффекта короткоживущей ЭДС в цепи, содержащей элемент. Затем получали запись изменений ЭДС, произведенных в элементе простым стимулированием. При сравнении двух записей видно, что максималь-

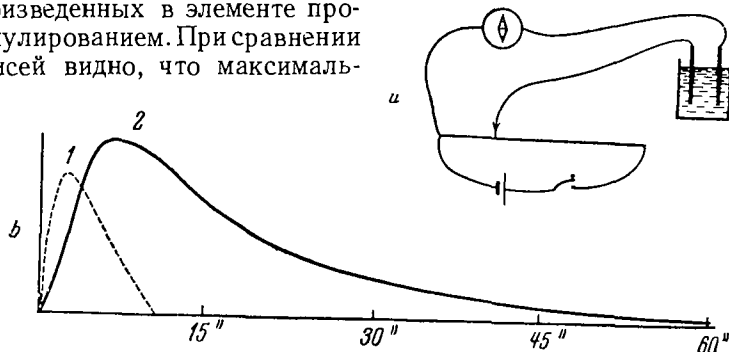


Рис. 60.

a — установка для применения короткоживущей ЭДС; *b* — различие в периодах восстановления. 1 — от мгновенной ЭДС, 2 — вызван механическим раздражителем

ный эффект имел место сравнительно позже в случае механического раздражителя. Тогда как восстановление гальванометра в первом случае было через 11 сек., восстановление в последнем не закончилось через 60 сек. (рис. 60 *b*). Это показывает, что требуется некоторое время, чтобы эффект раздражителя достиг своего максимума, и что эффект не исчезает до тех пор, пока не пройдет определенный интервал. Время восстановления от утомления зависит от интенсивности раздражителя. Для восстановления от сильного раздражения требуется больше времени. Но, при прочих равных условиях, последующие периоды восстановления от последовательных раздражений, равной интенсивности, вообще говоря, одинаковы.

Мы можем теперь изучить влияние любого изменения во внешних условиях, наблюдая изменения, которые он производит в нормальной кривой.

Увеличение периода восстановления при перенапряжении. Две записи, приведенные на рис. 61, показывают, как восстановление задерживается под влиянием эффекта переутомления. Кривая *a* — от единственного раздражителя, вызванного вибрацией с амплитудой 20° , а кривая *b* — от раздражителя с амплитудой вибрации в 40° . Заметен сравнительно больший период восстановления в последнем случае.

Молекулярная модель ^[17]. Мы видели, что электрический ответ является внешним выражением молекулярного нарушения, произведенного действием раздражителя. Восходящая часть ответной кривой, таким образом, выявляет действие молекулярного нарушения, а нисходящая часть, или восстановление, — возобновление равновесия. Механическая модель (рис. 62) поможет нам отчетливо представить многочисленные сложные ответные

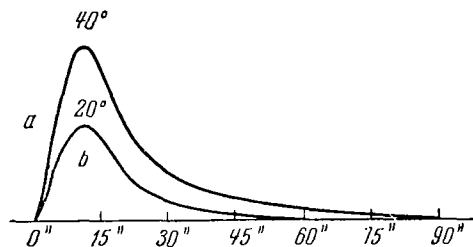


Рис. 61. Продолжительность периода восстановления после чрезмерного напряжения

Восстановление заканчивалось в 60'', когда раздражение обуславливалось вибрацией в 20°, но при более сильном раздражении вибрацией в 40° период восстановления продлевается до 90''

явления. Молекулярная модель состоит из маятника — проволоки с подвешенным шаром. При помощи удара производится скручивающая вибрация — после ответа следует восстановление. Пишущий рычаг, соединенный с маятником, записывает ответные кривые. При постоянной интенсивности раздражения форма кривых изменяется в результате трения. Чем меньше трение, тем больше подвижность. Трение можно изменить большим или меньшим подниманием сосуда песка, соприкасающегося с маятником. При изменении трения получены следующие кривые.

а). Когда имеется небольшое трение, получаем послеосцилляцию, которой соответствует явление в послеосцилляции сетчатки (ср. рис. 105).

в и с). Если трение увеличивается, наблюдается затухание осцилляций. В с мы получаем кривые восстановления, подобные кривым, обнаруженным в нерве, мышце, растении и металле.

д). Если трение еще больше увеличивается, максимум достигается значительно позже, как увидим в увеличивающемся отклонении возрастающей части кривой; высота ответа уменьшается и период восстановления очень растягивается частичным молекулярным задерживанием. Кривая d очень сходна с кривой «молекулярной задержки», полученной от малой дозы химических реагентов, которые действуют как яды на живую ткань или на металлы (ср. рис. 93 а).

е). Когда молекулярная подвижность уменьшается еще больше, восстановления не наблюдается (ср. рис. 93б).

Дальнейшее увеличение трения совершенно останавливает молекулярный маятник и ответа нет.

Из того, что было сказано, видно, что, если каким-нибудь путем трение уменьшится или подвижность увеличится, ответ будет увеличиваться. Это хорошо показывается примером с повышенным ответом после прокалывания (рис. 58) и после предварительной вибрации (ср. рис. 81, 82). Возможно, с этим связаны увеличенные ответы, наблюдаемые при действии стимуляторов (ср. рис. 89, 90).

Уменьшение молекулярной медлительности, сопровождаемое (1) ускоренным восстановлением. Иногда, после того как элемент находился в покое в течение слишком длительного периода, особенно в холодные дни, проволока пребывает в инертном состоянии и период восстановления тем самым затягивался. Но последующие вибрации постепенно устраняют эту инертность и восстановление затем

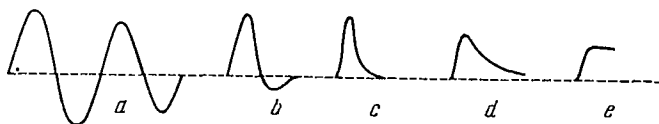
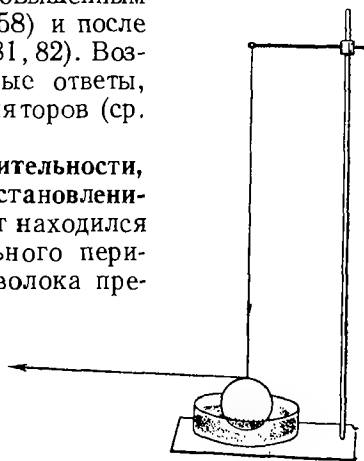


Рис. 62. Модель, показывающая действие трения

ускоряется. Это видно в сопровождающих кривых рис. 63, где *a* показывает только очень частичное восстановление даже после истечения 60 сек.; после того как было дано несколько вибраций, восстановление совершенно заканчивалось в 47 сек. (*b*). В высоте ответа изменения были слабые.

Или (2) повышенным ответом. Устранение инертности вибрацией приводит к повышению молекулярной подвижности, сопровождается в других примерах увеличением высоты ответа, как видно из двух серий записей (рис. 64). Холод, вследствие преобладания морозной погоды, привел проволоки в элементах до некоторой степени в летаргическое состояние. Записи в *a*

получены в начале дня опыта. Амплитуды вибрации были 45, 90 и 135°. В *b* даются записи последующих серий, которые в каждом случае больше, чем в *a*. Это показывает, что предыдущая вибрация, обеспечившая увеличенную

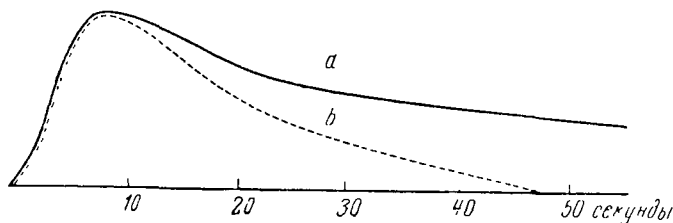


Рис. 63.

a — медленное восстановление проволоки при инертном состоянии,
b — ускоренное восстановление в той же проволоке после нескольких
 вибраций

подвижность, повышала ответ. В этом случае устранение молекулярной медлительности сопровождается большей интенсивностью ответа, без значительных изменений в периоде восстановления. В связи с этим должно

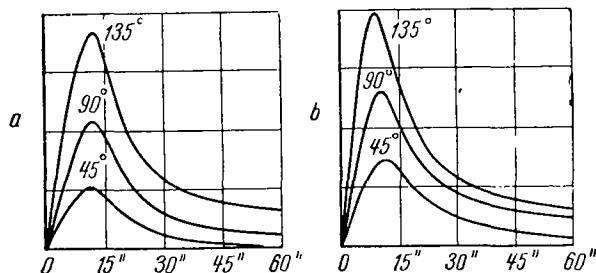


Рис. 64.

a — три серии ответов при вибрации в 45, 90 и 135° в инертной проволоке, *b* — следующие три серии ответов в той же проволоке; увеличенная подвижность, вызванная предварительной вибрацией, повысила ответ

быть упомянуто, что большее утомление, являющееся результатом повышенного ответа, имеет обычно тенденцию удлинять период восстановления.

Таким образом, когда в проволоке пониженная молекулярная подвижность, последующие вибрации обеспечивают увеличенную молекулярную подвижность, которая находит выражение в ускоренном восстановлении или увеличенном ответе.

Влияние температуры. Подобное соображение привело нас к предположению, что умеренная температура является благоприятной для увеличения ответа. Это обнаруживается в следующих сериях записей. Проволока при температуре ниже 5°C характеризуется слабой активностью, и ответы на вибрацию 45 и 90° по амплитуде были слабыми. После замены холодной воды на тепловатую (30°) в элементе ответы заметно увеличились. Но чрезмерное молекулярное нарушение, вызванное высокой температурой в 90° , произвело сильное уменьшение ответа (рис. 65).

Двухфазное изменение. Уже было сказано, что, если две точки A и B находятся в одинаковом физико-химическом состоянии, то примененный раздражитель вызовет одинаковые возбудительные электрические действия в них. Стрелка гальванометра будет отклоняться вверх, когда возбуждается одна точка A , возбуждение B вызовет нижнее отклонение. Когда возбуждаются одновременно две точки, электрические изменения в них *постоянно* уравниваются друг друга. При таких условиях не будет результирующего отклонения. Но если интенсивность раздражения одной точки относительно сильнее, тогда равновесие нарушается и результирующее отклонение получит такой знак и величину, которые могут быть найдены независимо алгебраическим суммированием отдельных эффектов A и B .

Показано также, что балансирующая точка для блока, который находится приблизительно близ середины проволоки, может быть найдена так, что вибрации с одинаковой амплитудой отдельно A и B будут производить равное, но противоположное отклонение. Одновременная вибрация обеих точек не даст результирующего тока; если блок уничтожить и проволоку вибрировать целиком, результирующего тока все же не будет ввиду того, что производятся одинаковые возбуждения A и B .

После получения баланса, если мы употребляем возбуждающий реагент, подобно Na_2CO_3 , на одну точку, а угнетающий реагент, подобно KBg , на другую, ответы становятся неравными, при этом более возбудимая точка дает отклонение сильнее. Мы можем, однако, сделать два отклонения

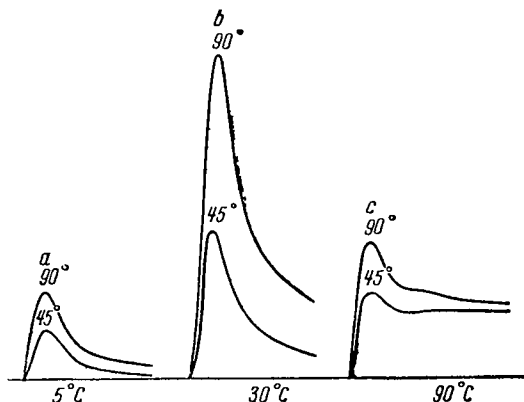


Рис. 65. Ответы проволоки на амплитуды вибрации 45 и 90°

a — ответы, когда проволока была в инертном состоянии при температуре 5°C ; b — увеличенный ответ при 30°C ; c — уменьшение ответа при 90°C

равными, увеличивая амплитуду вибрации для менее чувствительной точки. Таким образом, два отклонения можно воспроизвести равными и противоположными, но временные зависимости (латентный период, скорость достижения максимального возбуждения и восстановления от этого эффекта) не будут равными в обоих случаях. Поэтому постоянного баланса не было, и мы получили вместо этого очень интересную двухфазную запись.

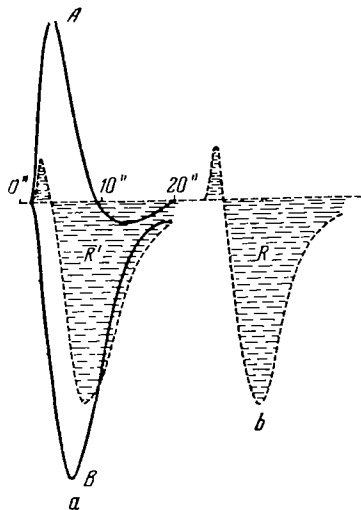


Рис. 66. Двухфазное изменение
а — записи *A* и *B* получены отдельно. *R'* — результат алгебраической суммы; *b* — двухфазная запись получена одновременным раздражением *A* и *B*

Я даю ниже точное воспроизведение ответных кривых *A* и *B*, записанных на быстро движущемся барабане. Необходимо помнить, что одна точка соприкасалась с Na_2CO_3 , а другая с KBr . Если соответственно увеличилась амплитуда вибрации для менее чувствительной точки, то два отклонения получались приблизительно равными. Записи *A* и *B* сначала получены отдельно (рис. 66 а). Заметно, что максимальное отклонение *A* достигалось сравнительно гораздо раньше, чем в *B*. Результирующая кривая *R'* получалась в результате суммирования.

После получения записей *A* и *B* отдельно была получена запись равнодействующего эффекта *R* вследствие одновременной вибрации *A* и *B*. Это дало любопытный двухфазный ответ — положительный эффект, за которым после вибрации следует отрицательный, практически одинаковый с равнодействующей кривой *R'* (рис. 66 б).

Положительная часть кривой обуславливается эффектом *A*, отрицательная — *B*. Если какими-либо средствами — или увеличением амплитуды вибрации *A* или увеличением ее чувствительности — ответ *A* значительно увеличивался, тогда положительный эффект становился преобладающим, а отрицательный эффект незаметным. Когда два составных отвеса являются одинаковыми по величине, мы имеем положительный ответ, за которым после вибрации следует отрицательный; первый относится к той точке, которая отвечает раньше. Если ответ *A* значительно уменьшается, тогда положительный эффект будет уменьшаться до простого сокращения и отрицательный эффект станет преобладающим.

Приводим серии записей (рис. 67), в которых эти три принципиальных типа хорошо проявляются, при этом два контакта становились неодинаково возбуждаемыми в результате воздействия двух реагентов — KBr и Na_2CO_3 . *A* и *B* вибрировались отдельно и производились записи. а) Сначала соответ-

ствующий ответ B внизу усиливается при увеличении амплитуды вибрации. Амплитуда вибрации A повсюду сохранялась постоянной. Отрицательный, или нижний ответ теперь очень заметный, при этом положительный эффект только намечается. б) Затем слабо уменьшается амплитуда вибрации B , и мы получаем двухфазный ответ. с) Интенсивность вибрации B уменьшается еще больше, и отрицательный эффект после вибрации значительно уменьшен, при этом положительная верхняя кривая теперь возрастает (рис. 67).

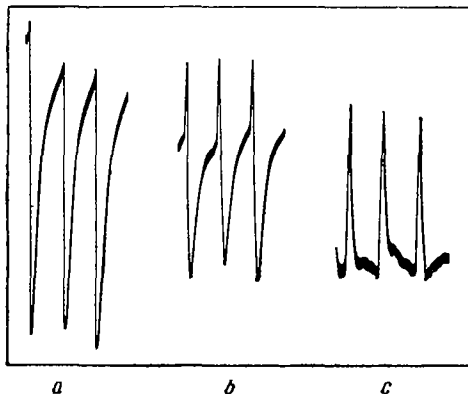


Рис. 67. Отрицательный, двухфазный и положительный равнодействующий ответ

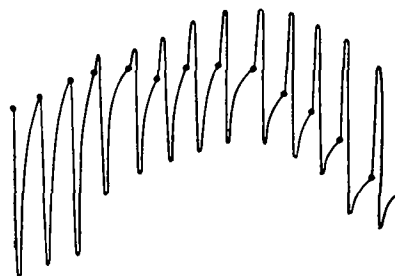


Рис. 68. Непрерывное превращение отрицательного ответа в положительный через промежуточный двухфазный ответ

Крупные точки изображают моменты нанесения последующих раздражителей

Непрерывный переход ответа от отрицательного к положительному. Выше были показаны три фазы перехода, при этом интенсивность одной составной части ответов изменяется с изменением интенсивности нарушения. В следующей записи (рис. 68) мне удалось получить непрерывный переход от положительной к отрицательной фазе непрерывным изменением в относительной чувствительности двух контактов.

Найдено, что следы последствия вследствие применения Na_2CO_3 остаются в течение некоторого времени. Если реагент предварительно наносится на поверхность и затем следы Na_2CO_3 смываются, увеличенная чувствительность постепенно исчезает. С другой стороны, если наносится раствор Na_2CO_3 на новую точку, чувствительность постепенно увеличивается. Кроме того, имеется другой интересный момент, на который надо обратить внимание: ответ появляется раньше, когда промежуток между воздействием Na_2CO_3 и нанесением раздражения меньше.

Таким образом, мы держали проволоку за один конец, а последовательные равномерные вибрации с интервалом в 1 мин. сообщались на другом конце.

Вследствие последействия предварительного нанесения Na_2CO_3 чувствительность B вначале высокая, и, следовательно, три равнодействующих ответа вначале являются отрицательными, или понижающимися.

Затем наносится разбавленный раствор Na_2CO_3 на A . Ответ A (вверх) начинается раньше и постепенно усиливается. Следовательно, после этого нанесения ответ показывает предварительное положительное сокращение A , за которым следует отрицательное отклонение B . Положительное отклонение растет непрерывно. В пятом ответе две фазы, положительная и отрицательная, становятся равными, после того как положительная возрастет, при этом отрицательная слабо уменьшится. Здесь только необходимо добавить, что двухфазные изменения, которые наблюдались на металлах, во всех отношениях подобны явлениям, наблюдаемым в животных тканях.

Глава XIV

НЕОРГАНИЧЕСКИЙ ОТВЕТ — УТОМЛЕНИЕ, СТУПЕНЧАТЫЙ И ВИДОИЗМЕНЕННЫЙ ОТВЕТ

*Утомление в металлах — Утомление при непрерывном раздражении —
Ступенчатый эффект — Противоположные ответы, вызванные молекулярным изменением в нерве и металле, и их превращение в нормальные
после непрерывного раздражения — Увеличенный ответ после непрерывного раздражения*

Утомление. В некоторых металлах, как в мышце и в растении, мы обнаруживаем примеры того прогрессивного уменьшения ответа, которое известно как утомление (рис. 69). Приводимая запись показывает это в платине

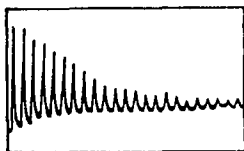


Рис. 69. Утомление в мышце (по Уоллеру)

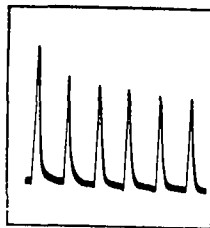


Рис. 70. Утомление в платине

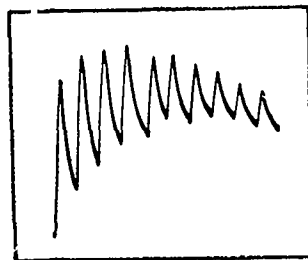


Рис. 71 Утомление, проявленное оловянной проволокой, которая раздражалась непрерывно в течение нескольких дней

(рис. 70). Было отмечено, что олово практически не проявляет утомления. Однако мы должны вспомнить, что это только вопрос степени. Ничто не является абсолютно неустойчивым. Утомление зависит от различных условий. Даже в олове нами получена характерная кривая утомления с образцами, которые использовались непрерывно в течение многих дней (рис. 71).

При обсуждении утомления в растениях мы привели соображение, которое показало, что остаточный эффект переутомления являлся одной из главных причин получения утомления. Этот вывод находит независимое подтверждение в записях, полученных с металлов [18].

В связи с этим важным фактом является то, что различные типичные эффекты утомления, проявленные живыми веществами, точно воспроизводятся в металлах, где они могут быть результатом действия утомления, в

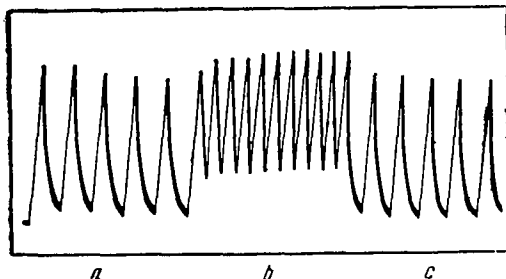


Рис. 72 Уменьшение ответа вследствие сокращения периода восстановления

Раздражитель поддерживается постоянным. В *a* интервал между двумя последовательными раздражителями — 1 мин., в *b* — полминуты и в *c* он снова 1 мин. Ответ в *b* слабее, чем в *a* или *c*

них же могут вызываться процессы, которые снимают утомление. Мы видели, как в мышцах, так и в растениях, что если допускается достаточное время для полного восстановления между каждой парой стимулов, высоты последовательных ответов оказываются однородными и не имеется очевидного утомления (см. стр. 37). Но высота ответа уменьшается, когда интервал между возбуждениями укорачивается. Мы находим те же случаи в металлах. Ниже приводится запись, взятая с олова (рис. 72). По всему эксперименту

амплитуда вибрации поддерживалась постоянной, но в *a* интервал между последовательными стимулами был 1', тогда как в *b* он уменьшился до 30". Немедленно происходит уменьшение высоты. При восстановлении первоначального ритма в *c* ответы возвращаются к их начальному большому значению. Таким образом, мы видим, что, когда проволока не восстанавливалась полностью, ее ответы вследствие остаточного переутомления уменьшаются. Высота ответа уменьшается вследствие неполного восстановления. Если затем не предоставить достаточно времени для полного восстановления, можно понять, как при определенных обстоятельствах остаточное напряжение прогрессивно увеличивается с повторением стимула. Таким образом, имеется прогрессивное уменьшение высоты ответа, или утомление. С другой стороны, мы видели в предыдущей главе, что увеличение напряжения обуславливает более длинный период восстановления. Чем дольше стимулируется проволока, тем больше и больше она становится напряженной, и поэтому требуется постепенное продление интервала между последовательными стимулами, так как восстановление должно быть полным. Интервал поддерживается постоянным, но так как периоды восстановления фактически постепенно снижаются, поэтому последовательные восстановления становятся все более неполными.

Возможно, что эти соображения представляют объяснение прогрессивного уменьшения ответа в утомленных веществах.

Утомление при непрерывном раздражении. Возможно, утомление лучше проявляется при непрерывном раздражении. Например, в мышцах, когда они свежие и неутомленные, вершина тетанической кривой горизонтальна или может даже быть восходящей, но при продолжительном раздражении кривая снижается. Крутизна этого наклона зависит от природы мышцы и

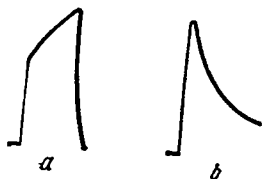


Рис. 73.

a — Вершина ответной кривой при непрерывном раздражении в олове горизонтальная или восходящая, как на рисунке, *b* — в платине наблюдается быстрое падение вследствие утомления

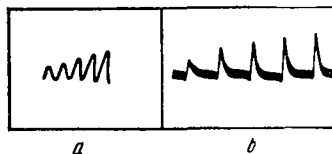


Рис. 74. «Ступенчатый» эффект

a — в мышце (по Энгельману);
b — в металле

ее предыдущего состояния. В металлах найдены такие же параллельные примеры. В олове, ответы которого мало подвержены утомлению, вершина кривой горизонтальна или восходяща, или может иметь слабый наклон. Но запись платины показывает быстрое падение вследствие утомления (рис. 73).

Беря некоторые из этих примеров (скажем, тот, в котором утомление наиболее заметно), найдем, что короткий период отдыха не восстанавливает первоначальную интенсивность ответа. Это представляет дополнительное доказательство того, что утомление обуславливается переутомлением и что признаки этого переутомления исчезают со временем.

Ступенчатый эффект. Теперь разберем эффект, который, по-видимому, является прямо противоположным утомлению. Это странное явление известно физиологам как «ступенчатый эффект», в котором последовательные однородные стимулы производят серии увеличивающихся ответов. Это видно при определенных условиях в ответе некоторых мышц (рис. 74*a*). Это наблюдается также иногда даже в нерве, который в прочих случаях, вообще говоря, дает однородные ответы. Для объяснений этого эффекта пока еще нет удовлетворительной теории. Это явление находится в прямом противоречии с той теорией, которая предполагает, что за каждым раздражением следует диссимиляция, или нарушение ткани, восстанавливающей свою функцию ниже номинального значения. Для этих случаев предполагаемая диссимиляция протекает без уменьшения, но с увеличением функциональной

активности. Этот «ступенчатый эффект», как мы показали, иногда проявлялся растениями. Иногда его находили также в металлах. В предыдущей главе мы видели, что проволока часто впадает, особенно после отдыха в течение длительного времени, в состояние относительно пониженной молекулярной активности и что эта молекулярная инертность затем в процессе раздражения постепенно переходит в повышенную подвижность. Как следствие этого наблюдается увеличенный ответ. В рис. 74 приводим серии ответов на однородные раздражения, проявляемые платиной, которая находилась в покое в течение некоторого времени. Здесь этот эффект показывается очень ясно. Итак, мы видим, что в веществе, которое предварительно находилось в инертном состоянии, раздражение вызывает повышенную молекулярную подвижность. Ответ достигает максимума, но непрерывное раздражение может впоследствии вызвать переутомление, и последующие ответы могут уменьшаться. Это соображение объяснит некоторые типы ответов, проявленных мышцами, где первая часть серий показывает ступенчатое увеличение, за которым следуют снижающиеся ответы утомления.

Противоположный ответ вследствие молекулярного изменения и его превращение в нормальный после непрерывного раздражения 1.

1. В нерве. Уже показывалось на факте, что нерв, который в свежем состоянии проявляет нормальный отрицательный ответ, часто, если его держать в течение некоторого времени в предохраняющем соленом растворе, испытывает молекулярное изменение, после которого он дает положительное изменение. Таким образом, тогда как ответ свежего нерва является *нормальным*, или отрицательным, несвежий нерв дает *видоизмененный*, т. е. противоположный, или положительный ответ. Это специфическое изменение обнаруживается не всегда, однако встречается слишком часто, чтобы рассматриваться ненормальным; с другой стороны, когда такой нерв подвергается тетанусу или непрерывному раздражению, этот видоизмененный ответ стремится еще раз стать нормальным.

Найдено, что не только тетанизация, но также CO_2 имеет способность превращать видоизмененный ответ в нормальный. Следовательно, предполагалось, что превращение в процессе тетанизации измененного ответа в нормальный в несвежем нерве обуславливается гипотетическим выделением CO_2 в нерв в процессе раздражения ¹.

2. В металлах. Однако я встретился с точно такими же параллельными явлениями в металлах, где вследствие некоторого молекулярного изменения ответы стали обратными и где в процессе непрерывного раздражения, хотя

¹ «Считая, что: мы не имеем предварительного доказательства какого-либо химического или физического изменения в тетанизованном нерве, по-видимому, мне не стоит останавливаться, чтобы иметь дело с критикой, что это не является CO_2 , но «что-нибудь еще», что давало результат» (Waller. Animal Electricity, p. 59). Вскоре будет показано, что это явление тем не менее доступно физическому объяснению.

здесь не должно быть возможным выделение CO_2 , они стремились снова стать нормальными.

Если после помещения проволоки в элемент, наполненный водой, наблюдать за ней в течение очень долгого времени, я иногда замечал, что она испытывает определенное изменение, благодаря которому ее ответ перестает быть нормальным и приобретает обратный знак. Я получал этот эффект

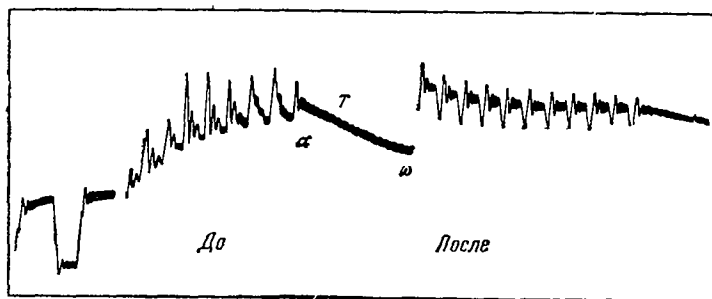


Рис. 75. Ненормальный положительный ответ «вверх» в нерве, превращенный в нормальный ответ «вниз» после продолжительного раздражения T (по Уоллеру)

Гальванометр не является периодическим и показывает послеколебание

с различными металлами, например свинцом и оловом и даже с химически неактивным веществом — платиной.

Вопрос будет яснее, если мы сначала проследим детально феномен, проявляемый измененным нервом, дающим ненормальный ответ. Нормальные ответы в нерве обычно изображаются «нисходящими», а обратные ненормальные ответы — «восходящими» кривыми. В измененном нерве ненормальные ответы оказываются «восходящими» вместо нормальных «нисходящих». Запись такого ненормального ответа в измененном нерве дается на рис. 75. Из этой записи видно, что последующие ответы подвергаются уменьшению, или стремятся к нормальным. После непрерывного раздражения или тетанизации (T) будет видно, что ненормальные, или «восходящие» ответные кривые превращаются в нормальные, или «нисходящие».

Теперь приведем запись, которая проявит точно такое же превращение из ненормального в нормальный ответ после непрерывного раздражения. Здесь нормальные ответы изображаются восходящими, а ненормальные — нисходящими кривыми. Эта запись получена с оловянной проволоки, у которой изменилась молекулярная активность (рис. 76). Вначале мы имеем ненормальные ответы; последующие ответы подвергаются уменьшению, или стремятся к нормальным; после продолжительного раздражения (T) видно,

что последующие ответы становятся нормальными. Другая запись, полученная с платины, показывает подобное явление (рис. 77).

При помещении трех серий записей — нерва, олова и платины — рядом видно, как они являются в основном одинаковыми во всех отношениях¹.

Это убеждает, что возвращение к норме явно появлялось после быстрого непрерывного раздражения, в процессе которого измененное молекулярное состояние должно было в некотором смысле возвратиться к нормальному.

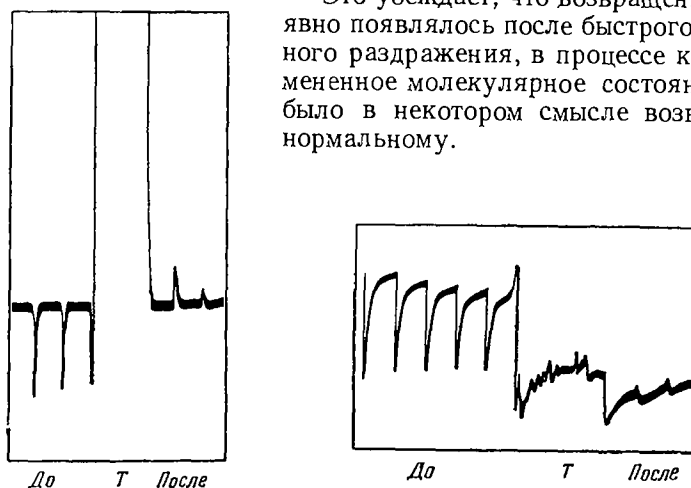


Рис. 76—77.

Ненормальный ответ «винз» в олове (рис. 76) и в платине (рис. 77), превращенные в нормальный ответ «вверх» после продолжительного раздражения Т

Желая проследить это изменение постепенно в каждом пункте, мы взяли платиновую проволоку, дающую измененные ответы, и получили серии записей эффектов индивидуальных раздражителей в течение продолжительного времени. В этой серии переход измененного ответа в нормальный ясно виден (рис. 78).

Увеличенный ответ после непрерывного раздражения. Мы видели, что ответы на однородные раздражения иногда проявляют ступенчатое увели-

¹ Для того чтобы объяснить явления электрического ответа, некоторые физиологи предполагают, что отрицательный ответ является следствием процесса диссимилиации, или нарушения, а положительный — следствием процесса ассимиляции, или созидания ткани. Таким образом, считается, что измененный, или положительный ответ в нерве обуславливается ассимиляцией; после непрерывного раздражения предполагается, что этот процесс превращается в процесс диссимилиации с сопровождением отрицательного ответа.

Как произвольны и излишни такие предположения, станет очевидным, когда ненормальные и нормальные ответы и их превращения из одних в другие повторяются во всех деталях в металлах, где не может быть предположений о процессах ассимиляции или диссимилиации.

чение, очевидно вследствие постепенного устранения молекулярной медлительности. Возможно, аналогично этому увеличивается ответ в нерве после непрерывного раздражения или тетанизации, что наблюдал Уоллер (рис. 79).

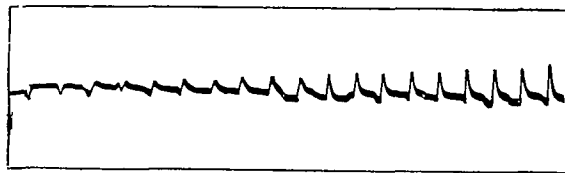


Рис. 78. Постепенный переход от ненормального к нормальному ответу в платине

Заметно, что переход начался у третьего ответа и закончился у седьмого, считая слева

Подобно ступенчатому эффекту, это нарушает обычно принятую теорию диссимиляции ткани раздражителем и вызывает последующее понижение ответа. Уоллер предполагает, что увеличение ответа после тетанизации может обуславливаться гипотетическим изменением CO_2 , на которое ранее была сделана ссылка.

Но имеется точное соответствие между этим явлением и явлением, показанным металлами при подобных условиях. Приводим здесь две серии записей (рис. 80, 81); одна, полученная с платины, и другая — с олова, которые демонстрируют увеличение ответа после непрерывного раздражения точно таким же образом, как это отмечалось в случае нерва.

Объяснение, которое предложено относительно ступенчатого эффекта — увеличенная молекулярная подвижность вследствие удаления медлительности неоднократным раздражением, — должно, по-видимому, быть применено и в этом случае. Казалось бы, должно быть ясно затем, что все явления, которые мы изучали под названием «ступенчатого эффекта», увеличение и утомление ответа после непрерывного раздражения подобны наблюдениям, сделанным на ответах мышцы и нерва, с одной стороны, и ответах металлов, с другой. Даже в их аномалиях мы видели согласованность. Но между собой эти явления, хотя с первого взгляда такие разнообразные, являются некоторого рода непрерывностью. Называя *весь* нормальный ответ положительным

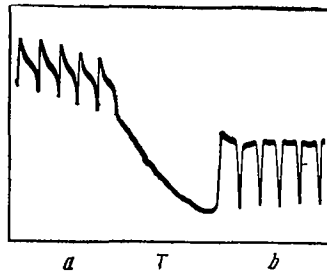


Рис. 79. Нормальный ответ (а) в нерве, повышенный до (b) после продолжительного раздражения Т (по Уоллеру)

Нормальный ответ в нерве записывается «виинз»

ради удобства, мы наблюдаем его постепенное изменение, соответствующее изменениям в молекулярном состоянии вещества.

В том случае, когда есть резкое молекулярное изменение, находим максимальное отклонение ответа от нормы, т. е. в *отрицательную* сторону.

Длительное раздражение, однако, осуществляет возврат молекулярного состояния к норме, что доказано прогрессивным уменьшением отрицательного ответа и возвращением к нормальному *положительному* ответу. Это одинаково справедливо для нерва и металла.

В следующей группе явлений изменение молекулярного состояния не такое большое. Оно проявляется просто как относительная инертность, и ответы, хотя и положительные, являются слабыми. При непрерывном раздражении они увеличиваются в том же самом направлении, как в последнем случае, т. е. от менее положительного к *более положительному*, в противополож-

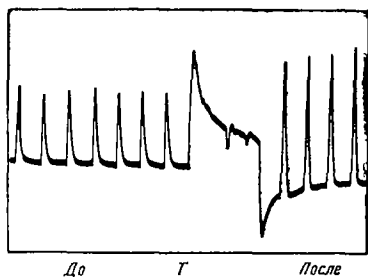


Рис. 80. Повышенный ответ в платине после продолжительного раздражения *T*

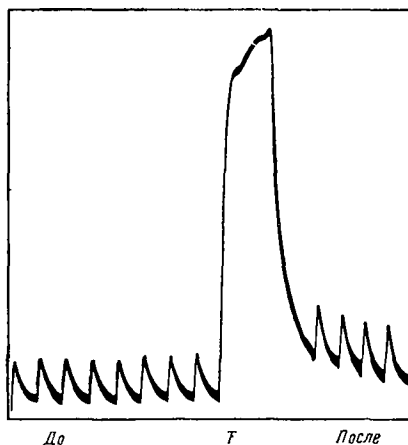


Рис. 81. Повышенный ответ в олове после продолжительного раздражения *T*

ность утомлению. Это также является доказательством наличия ступенчатого эффекта и увеличения ответа после тетанизации, наблюдавшихся не только в нерве, но также в платине и олове.

Вещества могут быть в состоянии, которое мы называем нормальным. Последовательные однородные раздражения вызывают однородные и равные положительные ответы, т. е. утомления не наблюдается. Но после сильного или продолжительного раздражения вещество переутомляется. Ответы тогда подвергаются изменению от положительных к *менее положительным*: т. е. появляется утомление.

С другой стороны, при очень длительном раздражении ответ может снизиться до нуля или даже подвергаться обратному ходу — к *отрицатель-*

ному. В качестве примера приведем обратный ответ сетчатки при продолжительном раздражении светом.

Мы должны затем признать, что вещество может существовать в различных молекулярных состояниях или вследствие внутренних изменений, или от действия раздражителя. Ответы дают нам показания этих состояний. При непрерывном раздражении можем проследить полный цикл молекулярных изменений, от ненормального отрицательного ответа к нормальному положительному и затем обратно снова к отрицательному.

Глава XV

НЕОРГАНИЧЕСКИЙ ОТВЕТ — СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗДРАЖИТЕЛЕМ И ОТВЕТОМ — НАЛОЖЕНИЕ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Связь между раздражителем и ответом — Магнитная аналогия — Усиление ответа с увеличением раздражителя — Порог ответа — Суммирование раздражений — Гистерезис

Связь между раздражителем и ответом. Мы видели, что олово дает крайне однородные ответы, когда интенсивность раздражителя поддерживается постоянной. Следовательно, совершенно очевидно, что эти явления не случайные и регулируются определенными законами. Этот факт станет еще более явным, когда обнаружим, как неизменно увеличивается ответ при увеличении интенсивности раздражителя.

Электрический ответ, как указывалось, обуславливается молекулярным нарушением, при этом раздражитель вызывает отклонение от положения равновесия. При рассмотрении связи между разрушающей силой и молекулярным эффектом, который она производит, может быть, следует признать определенную аналогию с физическими явлениями, в которых молекулярные отклонения также производятся разрушающей силой.

Магнитная аналогия. Рассмотрим эффект, который намагничивающая сила производит на брусок мягкого железа. Известно, что каждая молекула в таком бруске является самостоятельным магнитом. Брусок как целое, тем не менее, не проявляет внешнего намагничивания. Считается, что это обуславливается тем, что молекулярные магниты поворачиваются или в случайных направлениях, или в закрытые цепи, и поэтому не имеется равнодействующей полярности. Но когда брусок подвергается намагничивающей силе, скажем, посредством включения соленоида в электрическую цепь, отдельные молекулы эластично отклоняются так, что все молекулярные магниты стремятся разместить себя вдоль линии намагничивающей силы. Все северные полюса направлены в одну сторону, а южные полюса — в другую. Чем сильнее намагничивающая сила, тем ближе делается молекулярное приближение к совершенной группировке и тем больше становится наведенное намагничивание бруска.

Интенсивность этого наведенного намагничивания может быть измерена отклонением, которое он произведет на свободно подвешенный магнит в магнетометре.

Сила, производящая это молекулярное отклонение и к которой намагничивание бруска непосредственно относится, является намагничивающим током, текущим вокруг соленоида; намагничивание, или молекулярный эффект измеряется отклонением магнетометра.

Мы можем выразить связь между причиной и эффектом кривой, в которой абсцисса представляет намагничивающий ток, а ордината — произведенное намагничивание (рис. 82).

В такой кривой мы можем приблизительно различить три части. В первой, где сила слабая, молекулярное отклонение незначительно. В следующей — кривая быстро поднимается, т. е. малое изменение приложенной силы произведет сравнительно большой молекулярный эффект. И наконец, предел достигается в третьей части, где увеличивающаяся сила производит очень слабый эффект. В этой причинно-следственной кривой, первая часть слабо выгнута к абсциссе, вторая — прямая и поднимающаяся и третья — вогнутая.

Усиление ответа с увеличением раздражения. Нечто подобное мы обнаружим при рассмотрении связи между раздражителем и молекулярным эффектом, т. е. ответом.

При постепенном увеличении интенсивности раздражения (чего можно достичь, как уже установлено, увеличением амплитуды вибрации) найдено, что, начиная со слабого раздражения, увеличение ответной реакции сначала незначительное, затем более выраженное и, наконец, показывает тенденцию приближения к пределу. Во всем этом мы имеем полную параллель с соответствующими явлениями в животном и растительном ответах. Мы видели, что соответствующее исследование этого предмета было значительно усложнено в случае животной и растительной тканей появлением утомления. Сравнительная неутомляемость олова заставляет предполагать большие преимущества этого повреждения. Ниже даются две серии записей, сделанных с олова. Первая запись (рис. 83) — для увеличивающихся амплитуд вибраций от 5 до 40°, с интервалом в 5°. Раздражения наносились через 1 мин. Заметно, что в течение 1 мин. наступает полное восстановление при среднем раздражении, оно не совсем полное, когда раздражение более сильное. Восстановление от действия сильного раздражения более продолжительное. Благодаря отсутствию полного восстановления линия основания отклоняется незначительно вверх. Это незначительное изменение нулевой линии несущественно для результата опыта, если смещение небольшое.

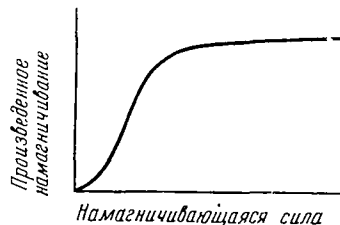


Рис. 82. Кривая намагничивания

Следующий рисунок (рис. 84) дает запись ответов, чередующихся в широком диапазоне. При точных количественных измерениях предпочтительно подождать, пока восстановление станет полным. Мы можем достичь этого в пределах ограниченного пространства записывающей фотографической пластины, если будем производить запись в течение 1 мин. в период восстановления; часовой механизм, движущий пластину, останавливается и гальванометрическая точка света выключается. Таким образом, следующая запись начинается от точки полного восстановления — отмечена как жирная точка в начале каждой кривой. При высокой интен-

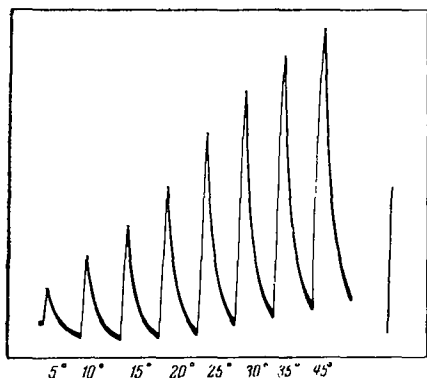


Рис. 83. Записи ответов в олове при увеличивающихся раздражениях, амплитудах вибрации от 5 до 40°

Вертикальная линия справа означает 0,1 в

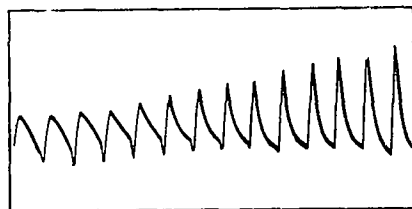


Рис. 84. Вторая серия записей с другим образцом олова

Амплитуда вибрации увеличивается ступенями в 10° от 20 до 160° (отклонения снижались введенным высоким внешним сопротивлением)

сивности раздражения будет наблюдаться тенденция ответов в приближении к пределу.

Порог ответа. Имеется минимальная интенсивность раздражителя, ниже которой едва ли имеются какие-либо заметные ответы. Хотя явно неэффективные подпороговые раздражители вызывают некоторый скрытый эффект, который может быть продемонстрирован их дополнительным действием. Запись на рис. 85 показывает, как отдельно слабые раздражители при наложении становятся заметно эффективными.

Суммирование раздражений. Рассмотрим дополнительный эффект последовательных раздражителей. Слияние эффектов неполно, если частота раздражения не будет достаточно большой; и оно становится более полным с повышением частоты раздражения (рис. 86). Мы имеем здесь сходный случай с полным и неполным тетанусом мышц при аналогичных условиях.

В дополнение к этим быстро следующим раздражителям, дающим максимальный эффект, дальнейшее раздражение к этому ничего не прибавляет.

Т а б л и ц а
Увеличение электрического ответа
при возрастании амплитуды вибрации

Амплитуда вибрации, °	ЭДС, в	Амплитуда вибрации, °	ЭДС, в
5	0,024	30	0,170
10	0,057	35	0,187
20	0,111	40	0,204
25	0,143		

Действие уравнивается силой восстановления. Таким образом, ответная кривая поднимается к своему максимуму, после которого отклонение не изменяется, пока поддерживается вибрация.

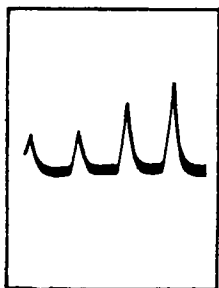


Рис. 85. Эффект наложения
у олова

Одиночный раздражитель производит слабый эффект, показанный в первом ответе. Накладывание 5, 9, 13 тактих раздражителей даст последовательно более сильные ответы

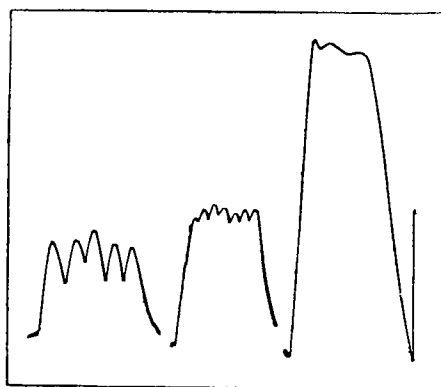


Рис. 86. Неполное и полное слияние действий
у олова

Когда сила раздражения увеличивалась, слияние становилось более полным. Вертикальная линия справа означает 0,1 в

Найдено, что увеличивающиеся интенсивности одиночных раздражителей производили соответственно увеличенные ответы. То же самое справедливо для группы последовательно действующих раздражителей. Максимальный эффект, произведенный наложением раздражителей, увеличивается с интенсивностью составных раздражителей.

Гистерезис. Повышенная отзывчивость получена при предварительном раздражении (см. стр. 94). Желая обнаружить, каким образом это осуществляется, я брал серии наблюдений при полном цикле, т. е. серии наблюдений за максимальными эффектами, начиная от амплитуды вибрации 10°

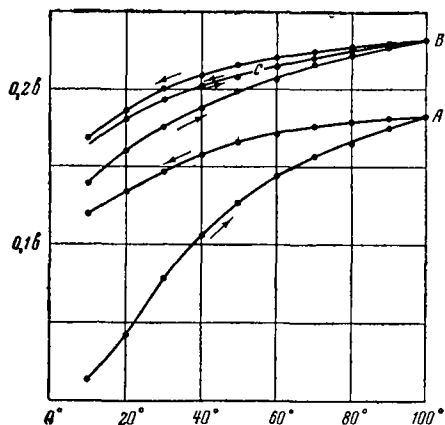


Рис. 87. Циклическая кривая для максимальных эффектов, показывающих гистерезис

и кончая 100° , а также обратно от 100 до 10° . Эффект гистерезиса очень хорошо виден (см. рис. 87, А); имеется значительное расхождение между вперед идущей и обратной кривыми, при этом обратная кривая выше. Найдено, что при повторении цикла несколько раз расхождение значительно уменьшается, проволока в целом приобретает более постоянную чувствительность. В этом устойчивом состоянии, вообще говоря, чувствительность для меньшей амплитуды вибрации выше, чем в самом начале воздействий, и противоположным является случай для более сильной интенсивности раздражения.

Эффект закаливания. Были повторены опыты с той же проволокой

после наливания горячей воды в элемент и остывания ее до исходной температуры. Из циклической кривой (рис. 87, В) видно: 1) что чувствительность стала значительно увеличенной; 2) что имеется сравнительно меньше расхождения между вперед идущей и обратной кривыми. Даже это расхождение практически исчезало в третьем цикле, когда вперед идущая и обратная кривые соединялись (рис. 87, С). Вышеупомянутые результаты показывают, каким образом возбудимость проволоки увеличивается исключительно физическими средствами.

Очень любопытно заметить, что прибавление раствора Na_2CO_3 (см. гл. XVI «Действие возбуждающих средств») производит увеличение ответной силы подобно тому, как это делает закаливание, т. е. имеется не только увеличение чувствительности, но также уменьшение гистерезиса.

Глава XVI

НЕОРГАНИЧЕСКИЙ ОТВЕТ — ДЕЙСТВИЕ ХИМИЧЕСКИХ РЕАГЕНТОВ

Действие химических реагентов — Действие на металлы стимулирующих средств — Действие на металлы угнетающих средств — Действие «ядов» на металлы — Противоположный эффект больших и малых доз

Считается, что основным критерием физиологического характера электрического ответа объекта является его уничтожение при обработке химическим реагентом, действующим как яд.

Действие химических реагентов. Можно указать, что из этих реагентов некоторые являются универсальными в своем действии, и среди них концентрированные растворы кислот, щелочей и солей, подобных хлористой ртути. Они действуют как сильные токсические агенты, убивая живую ткань и вызывая исчезновение электрического ответа (рис. 88). Нужно, однако, отметить, что, с другой стороны, имеются специфические яды, которые поражают одни ткани и не поражают другие. Яды в основном можно рассматривать как крайние случаи угнетающих средств. В качестве примера таких реагентов, которые производят умеренное физиологическое угнетение, можно упомянуть бромистый калий, который также уменьшает электрический ответ. С другой стороны, имеются другие химические реагенты, которые производят противоположный эффект — увеличение возбудимости, вызывая соответствующее возрастание электрического ответа.

Теперь приступим к исследованию: изменяется ли ответ неорганических тел химическими реагентами таким образом, что их возбудимость повышается

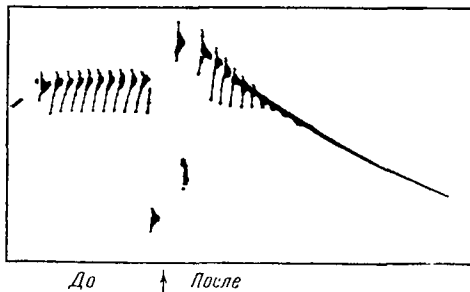


Рис. 88. Действие яда на уничтожение ответа в нерве (по Уоллеру)

под влиянием некоторых и уменьшается или уничтожается под влиянием других. Итак, это должно быть доказано, когда последнее испытание будет выполнено и будет полностью установлен тот параллелизм, который уже был продемонстрирован по всему широкому кругу явлений между электрическим ответом животных тканей, с одной стороны, и электрическим ответом растений и металлов — с другой [19].

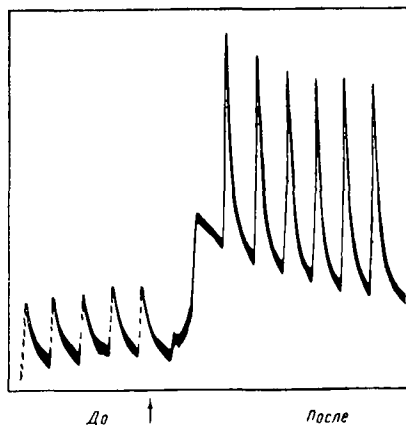


Рис. 89. Стимулирующее действие Na_2CO_3 в олове

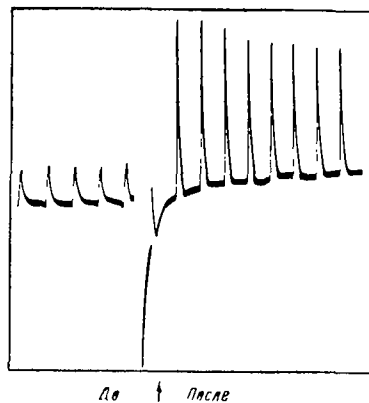


Рис. 90. Стимулирующее действие Na_2CO_3 в платине

Действие на металлы стимулирующих средств. Мы сначала изучим стимулирующее действие различных химических реагентов. Метод исследования заключается в том, что записываются серии нормальных ответов на однородные раздражители, при этом электролитом является вода. Химический реагент, действие которого должно наблюдаться, прибавляется в малых количествах к воде в элемент, и записываются вторые серии ответов, используя тот же раздражитель, что и раньше. Вообще говоря, влияние реагента проявляется в короткий период, но могут быть редкие примеры, где эффект требует некоторого времени, чтобы полностью развиться. Мы должны помнить, что введением химического реагента можно произвести некоторое изменение во внутреннем сопротивлении элемента. Эффект отклонения устраняется введением очень высокого внешнего сопротивления (от 1 до 5 мегом), в сравнении с которым внутреннее сопротивление элемента ничтожно. Тот факт, что введение реагента не производит какого-либо изменения в общем сопротивлении тока, демонстрировался определением двух отклонений, на определенную часть вольта, до и после введения реагента. Эти отклонения оказались равными.

Сначала приводим запись стимулирующего действия углекислого натрия на олово, которое станет очевидным в результате сравнения ответов до и после введения Na_2CO_3 (рис. 89). Следующая запись показывает эффект того же реагента на платину (рис. 90).

Действие угнетающих веществ. Некоторые другие реагенты, с другой стороны, производят противоположный эффект, т. е. они уменьшают интенсивность ответа. Приводимая запись (рис. 91) показывает угнетающее действие 10%-ного раствора КВг на олово.

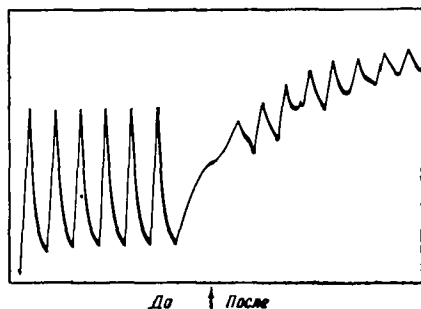


Рис. 91. Угнетающий эффект КВг (10%) на ответ олова

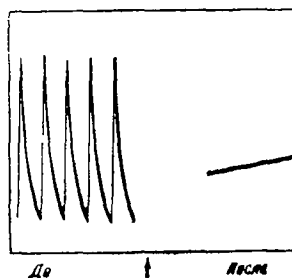


Рис. 92. Уничтожение ответа щавелевой кислотой

Действие «яда». При действии ядов живые ткани убиваются, а их электрические ответы в то же время уничтожаются. Очень интересно, что различные химические реагенты одинаково эффективны в уничтожении ответа металлов. Ниже приводим запись (рис. 92), чтобы показать, как щавелевая кислота уничтожает ответ. Угнетающий эффект этого реагента так велик, что сила одной части в 10 000 является часто достаточной, чтобы произвести полное уничтожение ответа. Другим значительным моментом в отношении действия этого реагента является устойчивость последствия. Это ясно видно из описания следующего опыта. Было найдено, что две проволоки *A* и *B* в элементе, заполненном водой, дают равные ответы. Затем проволоки вынимались и одна проволока, *B*, соприкасалась с разбавленной щавелевой кислотой. Все следы кислоты затем удалялись протиранием проволоки тканью под струей воды. При возвращении проволоки в элемент найдено, что *A* дала обычный ответ, тогда как ответ *B* уничтожен. Произведенное угнетение так велико и проходит так глубоко, что часто не удавалось оживить ответ, даже после протирания проволоки наждачной бумагой, которой удалялся молекулярный слой на поверхности.

Мы видели в молекулярной модели (рис. 62 *d, e*), как наступление максимума задерживается, ответ уменьшается и восстановление затягивается

или задерживается увеличением трения или уменьшением молекулярной подвижности.

Как будто бы обнаруживается, что реагенты, которые действуют как яды, производят некоторого рода снижения молекулярной активности. Следующие записи, кажется, дают подтверждение этому взгляду. Если щавелевая кислота применяется в больших количествах, уничтожение ответа

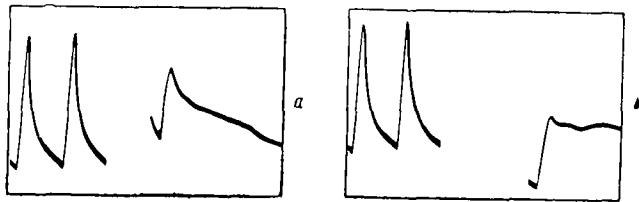


Рис. 93. «Молекулярная задержка» в результате действия «яда»

В каждой кривой справа показано влияние яда, кривые слева показывают нормальный ответ. В *a* остановка доказывается продлением периода восстановления. В *b* нет восстановления

является полным. Но при осторожном прибавлении соответствующего количества нами найдено, что первый раздражитель вызывает ответное электрическое сокращение, которое является меньшим, чем нормальное, и период восстановления значительно продолжительнее нормального, т. е. вместо 1 мин., как раньше, до 5 мин. после применения реагента (рис. 93, *a*). В другой записи задержка более выражена, т. е. нет никакого восстановления (рис. 93 *b*). Отметим также, что максимум достигается значительно позже. Раздражители, примененные после задержки, не производят эффекта, как если бы молекулярный механизм, так сказать, начал мешать или запыряться. В связи с этим интересно отметить, что эффект яда вератрина на мышцу является отчасти аналогичным. Этот реагент не только уменьшает возбудимость, но вызывает очень большое увеличение периода восстановления. В связи с действием химических реагентов заслуживают внимания следующие моменты.

1. Эффект этих реагентов заключается не только в увеличении или уменьшении высоты ответной кривой, но также в видоизменении временных отношений. При действии некоторых из них латентный период уменьшается, другие увеличивают период восстановления. Некоторые любопытные эффекты, вызванные изменением временных отношений, были отмечены в отсчетах, полученных при двухфазном изменении (см. стр. 78).

2. Эффект, произведенный химическим реагентом, зависит до некоторой степени от предыдущего состояния проволоки.

3. Требуется определенное время для полного развития эффекта. С некоторыми реагентами полный эффект происходит почти мгновенно, тогда как с другими медленно. С другой стороны, эффект может со временем достичь максимума, после которого наблюдается слабое снижение.

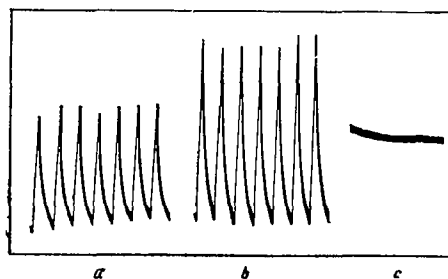


Рис. 94. Противоположные влияния малых и больших доз (олово)

a — нормальный ответ, *b* — стимулирующее действие малой дозы сдкого калия (3 части в 1000), *c* — уничтожение ответа более сильной дозой (3 части в 100)

4. Последствие реагентов может быть кратковременным или устойчивым, т. е. в некоторых случаях удаление реагента заставляет ответы возвращаться к нормальным, тогда как в других эффект сохраняется даже после удаления всех следов реагента.

Противоположные эффекты больших и малых доз. Остается очень любопытное явление, известное не только изучающим физиологический ответ, но также в медицинской практике. Это явление противоположных эффектов, произведенных одинаковым реагентом, когда он давался в больших или малых дозах. Здесь также мы имеем одинаковые явления, воспроизводимые необычайным способом в неорганическом ответе. Тот же реагент, который становится ядом в больших количествах, может действовать как раздражитель, когда применяется в малых дозах. Это видно в записи рис. 94, в которой *a* показывает нормальные ответы в воде; затем прибавляется раствор КОН так, чтобы его три части приходились на 1000, и *b* показывает логически вытекающее увеличение ответа. Дальнейшее количество КОН прибавлялось так, чтобы увеличить силу до трех частей в 100. Это вызывало полное уничтожение (*c*) ответа.

Таким образом, видно, что в случае животных тканей и растений, а также в металлах, электрические ответы увеличиваются действием стимуляторов, понижаются угнетающими веществами и полностью уничтожаются определенными реагентами. Таким образом, найден параллелизм в каждой детали между явлениями ответа в органическом и неорганическом мире.

Глава XVII

СВЕТОВОЙ РАЗДРАЖИТЕЛЬ И ТОКИ СЕТЧАТКИ

Зрительный импульс: 1) химическая теория; 2) электрическая теория — Токи сетчатки — Нормальный положительный ответ — Неорганический ответ при раздражении светом — Типичный опыт по электрическому эффекту, вызванному светом

Эффект светового раздражителя на сетчатку воспринимается как зрительное ощущение. Процесс, которым волна нарушения вызывает этот зрительный импульс, является еще неизвестным. Для объяснения могут быть выдвинуты две теории^[21].

1. **Химическая теория.** Согласно первой, или химической теории, предполагается, что зрительные вещества в сетчатке затрагиваются светом и зрение происходит от метаболических изменений, произведенных в этих зрительных веществах. Предполагается также, что метаболические изменения состоят из двух фаз: направленной вверх, конструктивной, или анаболической фазы и направленной вниз, разрушительной, или катаболической фазы. Предполагают, что различные зрительные вещества производят изменения чувства света и оттенка. Как будет видно, эта теория является очень сложной и имеются определенные препятствия для ее принятия. Например, трудно увидеть, как этот очень быстрый зрительный процесс мог быть следствием сравнительно слабого химического действия, состоящего в разрушительном нарушении ткани, за которым следует ее восстановление. Некоторая поддержка химической теории дана белящим действием света на зрительный пурпур, присутствующий в сетчатке. Найдено, что присутствие или отсутствие зрительного пурпура несущественно для зрения и что его функция, когда он присутствует, является только второстепенной. Поэтому хорошо известно, что в наиболее чувствительном участке сетчатки у человека, расположенном в центре, зрительный пурпур отсутствует; найдено также, что он совершенно отсутствует в сетчатках многих животных, обладающих острым зрением.

2. **Электрическая теория.** Вторая, или электрическая теория предполагает, что зрительный импульс является спутником электрического импульса; что электрический ток генерируется в сетчатке действием света и это пе-

редается в мозг оптическим нервом. Можно много сказать в одобрение этой точки зрения, так как является неоспоримым фактом, что свет вызывает токи сетчатки и, наоборот, электрический ток, соответствующе примененный, вызывает чувство света.

Токи сетчатки. Холмгрен, Девар, Маккендрик, Кюне, Стейнер и другие показали, что освещение вызывает электрическое изменение в свежесрезанном глазном яблоке [21]. Об этом основном факте электрического ответа имеется широко распространенное единое мнение, но имеется некоторое разногласие в отношении знака этого ответа непосредственно при применении, прекращении и во время действия света. Эти небольшие разногласия, возможно, частично обусловлены неудовлетворительной терминологией в отношении терминов «положительный» и «отрицательный» и частично различием состояния свежесрезанных глазных яблок.

Уоллер в своей превосходной и подробной работе по токам сетчатки лягушки показал, что знак ответа в умирающем глазе меняется на обратный.

Что касается путаницы, возникающей в связи с нашей настоящей терминологией, мы должны помнить, что термины «положительный» или «отрицательный» используются относительно тока исходного, так называемого тока повреждения.

Когда применяются два гальванометрических контакта, один на срезанном конце нерва и другой на неповрежденной роговой оболочке глаза, ток повреждения течет из нерва к сетчатке. В нормальном свежесрезанном глазном яблоке ток ответа вследствие действия света на сетчатку течет всегда от нерва, который не прямо стимулируется светом, к сетчатке, т. е. от менее возбужденного участка к более возбужденному (рис. 95). Этот ток ответа течет в таком же направлении, как существующий исходный ток — ток повреждения, и может поэтому быть назван *положительным*. К сожалению, ток повреждения очень часто способен изменять свой знак; он тогда течет через глаз из роговой оболочки глаза к нерву. И теперь, хотя ток ответа в результате действия света может оставаться неизменным по направлению, однако вследствие обратного хода исходного тока он окажется *отрицательным*, т. е. хотя его абсолютное направление то же самое, как и раньше, его относительное направление изменяется.

Я уже защищал использование терминов *положительный* для токов, которые текут по направлению к стимулированному, и *отрицательный* — для токов, которые текут от стимулированного участка. Если такое

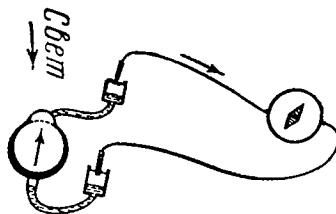


Рис. 95. Ответ сетчатки глаза на свет

Ток ответа идет из нерва к сетчатке

предложение принимается, путаница не сможет возникнуть даже в тех случаях, когда токи повреждения изменяют направление.

Нормальный положительный ответ. Нормальный эффект света на сетчатку, как замечено на основе уже упомянутых наблюдений, является положительным изменением в течение не слишком продолжительной экспозиции света. Прекращение света вызывает восстановление. С этим моментом согласны все исследователи. Отклонения рассматриваются как следствие ненормальных условий для глаза вследствие грубого воздействия или при быстром приближении смерти. Именно как в умирающем растении мы находим периодические превращения ответа из отрицательного в положительный, так и в умирающей сетчатке ответ может подвергаться превращениям из нормального положительного в отрицательный.

Знак ответа, как мы уже видели в многочисленных случаях, сильно зависит от молекулярного состояния чувствительного вещества, и если это состояние каким-то путем изменяется, не удивительно, что характер ответа должен также испытать изменение.

Подобно мышце, последовательные ответы сетчатки проявляют слабое изменение. Поскольку, вообще говоря, утомление очень слабое, сетчатка быстро восстанавливается даже при сильном свете, если экспозиция не слишком длинная. В исключительных случаях, однако, можно наблюдать утомление или его противоположный эффект, ступенчатый эффект.

Неорганический ответ при раздражении светом. Теперь можно спросить, а наблюдается ли такое сложное жизненное явление, как ответ сетчатки, при неживом ответе. Беря серебряный прут, мы можем отковать один конец в форме пустотелой чаши, светочувствительной внутри, что достигается воздействием на него в течение короткого времени паров брома. Чашу можно теперь заполнить водой и соединить с гальванометром неполяризуемыми электродами. В цепи возникнут токи вследствие разницы между внутренней поверхностью и прутком. Их, однако, можно сбалансировать компенсирующей ЭДС.

Таким образом, мы имеем модель, отчасти имеющую сходство с глазом, с чувствительным слоем, соответствующим сетчатке, и менее чувствительный прут, соответствующий проводящему концу нерва (рис. 96, а).

Модель затем помещается внутри темного бокса с отверстием у вершины. Посредством наклонного зеркала свет можно отбросить на чувствительную поверхность через отверстие. При действии света на чувствительную поверхность сразу нарушается баланс и возникает ответный ток положительного характера. Иными словами, наблюдается ток от менее к более возбужденному чувствительному слою. Прекращение освещения вызывает довольно быстрое восстановление (рис. 96, б).

Характер и интенсивность изменения ЭДС чувствительного элемента зависят в некоторой степени от способа его приготовления. Специальный элемент, с которым выполнялось больше всего последующих опытов, обычно

давал положительное изменение примерно в 0,008 в при действии в течение 1 мин. светом от раскаленной газовой горелки, которая помещалась на расстоянии 50 см.

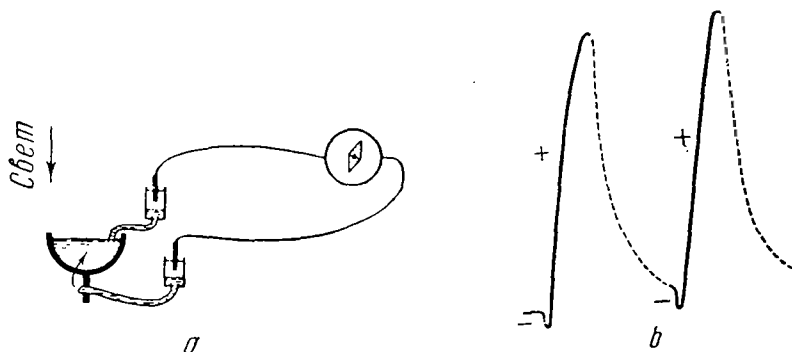


Рис. 96. Запись ответов на свет, данных светочувствительным элементом

Сплошные линии показывают влияние во время освещения, пунктирные линии — восстановление в темноте. Заметьте предварительное отрицательное сокращение, которое иногда также наблюдается в ответах сетчатки лягушки

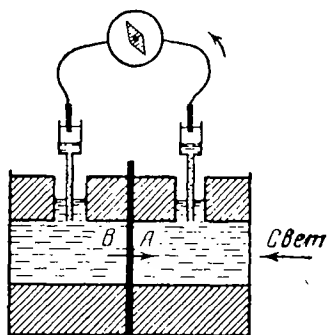
Типичный опыт по электрическому эффекту, вызванному светом. Получение электрического тока световым раздражением с первого взгляда кажется очень сложным. Но мы сможем естественно подойти к ясному пониманию этих наиболее сложных явлений, если просмотрим предварительные соображения идеально простого случая. Мы видели в наших опытах по механическому раздражению, например олова, что разность потенциалов возникала между более раздраженной и менее раздраженной частями одного и того же прута и что таким образом можно получить ток действия, собирая соответствующую электролитическую цепь. Был ли более возбужденным цинкоид или купроид, это зависело от вещества и его молекулярного состояния.

Давайте теперь представим металлический прут, выравненный в пластину, и одна сторона ее раздражается светом, тогда как другая защищена от него. Будет ли там вызываться разность потенциалов между двумя сторонами этой одинаковой полосы металла?

Возьмем два блока парафина и просверлим через оба большое отверстие. Затем помещаем полосу металла между блоками и заливаем расплавленным парафином вокруг краев таким образом, чтобы запаять соединение. При этом два открытых его конца закрываются оконными стеклами, таким образом получаем два отделения, разделенных полосой металла, и эти отделения можно заполнить водой через маленькие отверстия сверху (рис. 97а).

Две жидкие массы в разделенных камерах, таким образом, создают электрические контакты с двумя сторонами (*A* и *B*) полосы металла. Эти две стороны могут быть соединены с гальванометром посредством двух неполяризующихся электродов, концы которых погружаются в обе камеры. Если полоса металла надлежащим образом прокалена, разности потенциалов между двумя сторонами не будет и в гальванометре не будет тока. Однако, если

две стороны не являются молекулярно одинаковыми, там будет ток, и электрический эффект, описываемый ниже, будет действовать суммарно в алгебраическом смысле. Затем одна сторона подвергается раздражению светом. В результате найдем, что в некоторых случаях ответный ток течет от менее к более возбужденной стороне, а в других — в противоположном направлении. Сначала



а

Рис. 97а.

A, *B* — две стороны бромированной полосы серебра. Одна сторона, скажем *A*, подвергается действию света. Ток ответа направлен от *B* к *A* через пластину



б

Рис. 97б. Запись ответов, полученных от элемента, изображенного на рис. 97а

За 10-секундной экспозицией на свету следует 50-секундное восстановление в темноте. Сплошные линии представляют действие света, пунктирные линии — восстановление

кажется очень странным, что эта разность электрических потенциалов должна поддерживаться между противоположными сторонами очень тонкой и хорошо проводящей полосы металла, кроме того, существующее расстояние между противоположными поверхностями является крайне малым, а электрическое сопротивление бесконечно мало. Однородная полоса металла под неравным действием света становилась в молекулярном отношении гетерогенной. Две противоположные поверхности приводятся к противоположному электрическому состоянию. В результате одна сторона полосы в электрическом отношении как бы сделалась цинкоподобной, а другая — медеподобной. Из этих необычных концепций мы теперь легко перейдем к другим, более привычным. Вместо применения двух противоположных поверхностей мы можем получить подобный ответ неравным освещением различных участков одной и той же поверхности.

Беря полоску металла, мы можем подвергнуть экспозиции светом одну половину, скажем, A , укрыв при этом другую половину. Электрические контакты осуществляются погружением двух ветвей в два сосуда, находящиеся

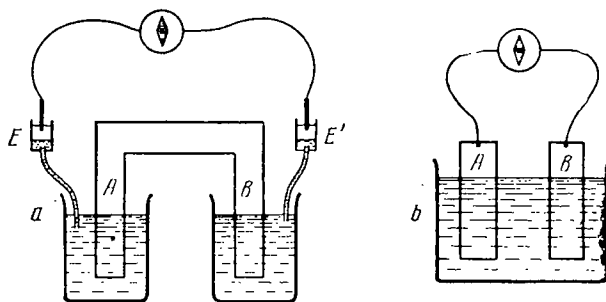


Рис. 98. Видоизменение светочувствительного элемента

в соединении с двумя неполяризуемыми электродами E и E' (рис. 98, a). При освещении поочередно A и B мы получим токи с противоположным направлением.

Именно, как в утомленных элементах гальванометрический контакт передавался из электролитической части в металлическую часть цепи, так точно таким же способом можно разрезать эту пластину на две половинки, и соединить их прямо с гальванометром, при этом электролитическое соединение производится частично погружением их в элемент, содержащий воду. Задние поверхности двух половинок полос можно покрыть непроводящей краской. И мы получаем типичный фотоэлектрический элемент (рис. 98, b). Эти соображения покажут, что глаз является практически фотоэлектрическим элементом.

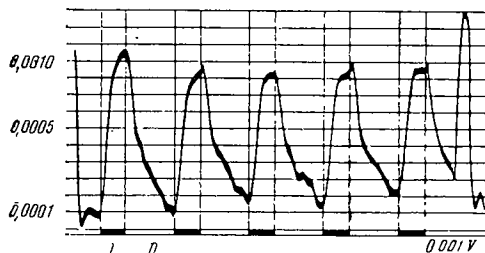


Рис. 99. Ответы на свет сетчатки лягушки
Освещение L в течение 1 мин., восстановление в течение 2 мин. во время темноты D (по Уоллеру)

Теперь подробно опишем экспериментальные результаты, полученные со светочувствительным серебряно-бромистым элементом, и сравним его ответную кривую с ответной кривой сетчатки. Серии однородных световых раздражений вызывают у этого элемента однородные ответы, которые очень слабо утомляются. Что эти ответные кривые подобны кривым сетчатки, видно из двух записей: на рис. 99, показывающем ответы сетчатки лягушки, и на

рис. 100, где представлены ответы, полученные от светочувствительного серебряного элемента.

Отмечалось, что ответы сетчатки однородные. Это является справедливым только отчасти. В дополнение к многочисленным случаям однородных



Рис. 100. Ответы в светочувствительном серебряном элементе

Освещение в течение 1 мин. и темнота в течение 1 мин.
Сплошная линия — запись при освещении, пунктирная — восстановление в темноте

ответов Уоллер находит примеры «ступенчатого» увеличения и его противоположность — слабое утомление. В данной здесь записи реакции серебряного элемента виден ступенчатый эффект вначале, за которым следует слабое утомление. Имеются и другие записи, где в течение очень долгого времени ответы совершенно однородные, при этом они не проявляют признаков утомления.

Другим необычным явлением, иногда наблюдаемым в ответе сетчатки, является периодическое слабое увеличение ответа непосредственно на прекращение света, после которого наступает полное восстановление. Указание на это видно во второй и четвертой кривых рис. 99. Это явление также периодически встречается в ответах серебряного элемента, как видим в первых двух кривых рис. 100. Другие примеры приведем позже.

Глава XVIII

НЕОРГАНИЧЕСКИЙ ОТВЕТ — ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЙ НА ОТВЕТ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ СВЕТОМ

Эффект температуры — Эффект увеличения продолжительности экспозиции — Связь между интенсивностью света и величиной ответа — Периодические колебания — Ненормальные эффекты: 1) предварительное отрицательное сокращение; 2) изменение знака ответа; 3) временное положительное сокращение при выключении света; 4) снижение и изменение знака ответа — Выводы

В дальнейшем мы приступим к изучению, на примере ответа чувствительного элемента, всех тех условий, которые влияют на нормальный ответ сетчатки. Мы кратко исследовали, имеются ли отклонения от нормы, встречаемые иногда в ответах сетчатки, в параллельных ответах, производимых неорганическими материалами.

Эффект температуры. Найдено, что, когда температура поднимается выше определенной точки, ответ сетчатки быстро снижается. Однако при охлаждении ответ снова появляется с его первоначальной интенсивностью. В ответе, данном чувствительным элементом, наблюдается некоторая особенность. Приводим (рис. 101, *a*) ответные кривые для 20° С. Эти ответы после проявления слабого утомления становятся почти постоянными. При повышении температуры до 50° ответ практически исчезал (рис. 101, *b*). Но при охлаждении до первоначальной температуры он снова появляется с первоначальной или чуть большей интенсивностью (рис. 101, *c*). Интересно, что если в записи *a* перед нагреванием наблюдается слабое утомление, то в *c* после охлаждения появляется обратный, или ступенчатый эффект.

Эффект увеличения продолжительности экспозиции. Если интенсивность света поддерживать постоянной, величина ответа светочувствительного элемента увеличивается с возрастанием продолжительности экспозиции. Но это вскоре достигает предела, после которого увеличение продолжительности не изменяет величины эффекта. Слишком длительная экспозиция, однако, может благодаря утомлению произвести снижение.

Здесь приводим два ряда кривых (рис. 102), иллюстрирующих эффект увеличения экспозиции. Интенсивность света в двух случаях составляла 1 и 4. Раскаленная горелка была соответственно на расстояниях 50 и 25 см.

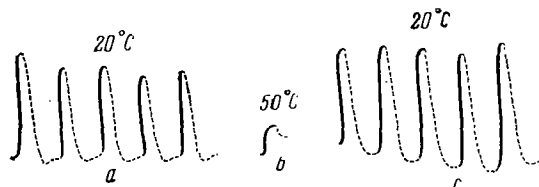


Рис. 101. Влияние температуры на ответ

Освещение — 20", темнота — 40". В *a* дается серия ответов при 20° — запись показывает слабое утомление; *b* — слабый нерегулярный ответ при 50°; *c* — запись при повторном охлаждении, она представляет «ступенчатое» увеличение

Наблюдается, что при 8-секундной экспозиции ответы приблизительно одинаковы. При длительной экспозиции имеется послеосцилляция. Этот растущий эффект с увеличением экспозиции и достижением предела аналогичен ответам сетчатки при одинаковых условиях.

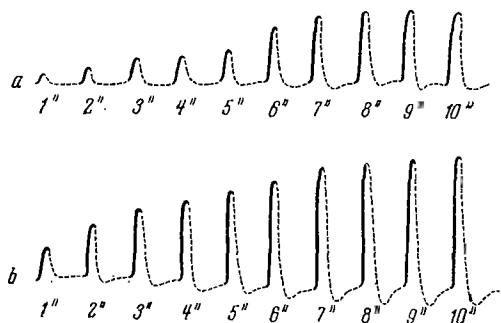


Рис. 102. Ответные кривые при увеличении продолжительности освещения от 1 до 10"

В *a* источник света был на расстоянии 50 см, в *b* он на расстоянии 25 см. Заметна послеосцилляция

Связь между интенсивностью света и величиной ответа. В ответах сетчатки найдено, что увеличение интенсивности света вызывает возрастающий эффект. Но скорость увеличения не является постоянной: увеличение эффекта следует за увеличением раздражителя. Таким образом, кривая, показывающая связь между раздражителем и ответом, приближается к оси раздражителя.

Так же справедливо ощущение света, т. е. в широких пределах интенсивность ощущения

не увеличивается так быстро, как раздражитель.

Эта особая связь между раздражителем и эффектом также проявляется замечательным способом светочувствительным элементом. Для постоянного источника света использовали раскаленную горелку, а падающий свет дозировали изменением расстояния от нее до светочувствительного элемента. Интенсивность света, падающего на элемент, когда раскаленная горелка на-

ходится на расстоянии 150 см, была произвольно принята за единицу. Чтобы сделать допущение для возможных эффектов утомления, записали две последовательные серии ответов (рис. 103). Записи были взяты, во-первых,

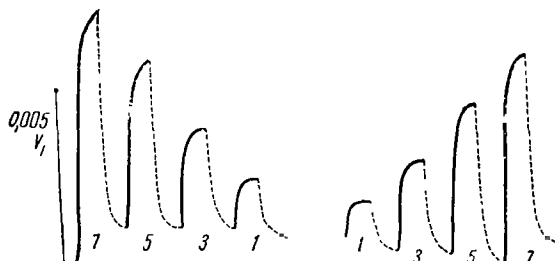


Рис. 103. Ответы светочувствительного элемента при различных интенсивностях света

Слева — ответы для уменьшающихся интенсивностей в следующих отношениях 7, 5, 3 и 1. Справа — ответы для увеличивающихся интенсивностей: 1, 3, 5 и 7. Сплошные линии являются записями во время 1-минутной экспозиции, пунктирные линии представляют восстановление в течение 1 мин.

с интенсивностями, уменьшающимися от 7 до 1, и, во-вторых, увеличивающимися от 1 до 7 (см. табл.)

Таблица

Ответы при изменении интенсивности света
(Интенсивность накала газовой горелки при расстоянии 150 см берется за единицу)

Интенсивность света	Ответ (уменьшающийся свет)	Ответ (увеличивающийся свет)	Среднее	Величина, ϵ
7	43	30	41	$63,0 \times 10^{-1}$
5	31	29	30	$46,1 \times 10^{-1}$
3	18,5	17,5	18	$27,7 \times 10^{-1}$
1	10	9	9,5	$14,6 \times 10^{-1}$

Поскольку нулевая точка слегка перемещалась в течение опыта, отклонение в каждой кривой измерялось от линии, соединяющей начало ответа с концом его восстановления. Среднее отклонение, соответствующее каждой интенсивности, получалось при взятии среднего числа опускающихся и поднимающихся показаний. Две серии показаний, однако, сколько-нибудь заметно не изменялись.

Отклонения, соответствующие интенсивностям 1, 3, 5, 7, составляют соответственно от 9,5 до 18, 30, 41. Если бы имелись отклонения, строго

пропорциональные интенсивностям светового раздражителя, они были бы от 9,5 до 28,5; 47,5; 66,5.

В другой серии записей с другим элементом были получены отклонения 6, 10, 13, 15, соответствующие световым интенсивностям 3, 5, 7 и 9.

Две кривые на рис. 104, отражающие связь между ответом и раздражителем, показывают, что в случае неорганических веществ, как и в сетчатке (Уоллер), величина ответа не увеличивается так быстро, как раздражитель.

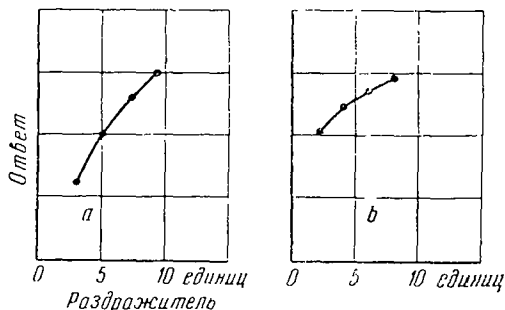


Рис. 104. Кривые, показывающие связь между интенсивностью света и величиной ответа

a — в чувствительном элементе, *b* — в сетчатке лин ушки

раздражения. Появление этого снижения и его скорость зависят от особого состояния вещества.

Когда светочувствительный элемент долго подвергается действию света и если этот свет затем выключить, наблюдается переход к восстановлению

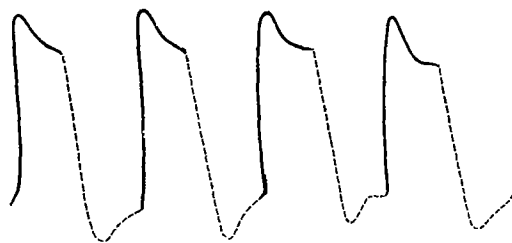


Рис. 105. Послеосцилляция

За экспозицией в течение 1 мин. следует темнота. Заметно падение при освещении и послеосцилляция в темноте

и послеосцилляции, т. е. кривая восстановления падает ниже нулевой точки и затем медленно колеблется назад к положению равновесия. Мы уже видели это на примере рис. 102. Нами проводилась серия записей, показывающих появление снижения ответа от слишком продолжительной экспози-

ции и восстановление, за которым следует послеосцилляция на прекращение света (рис. 105). Определенные зрительные аналогии к этому явлению будут отмечены позже.

Ненормальные эффекты. Мы уже излагали все нормальные эффекты раздражения светом на сетчатку и их аналогии в светочувствительном элементе. Но сетчатка испытывает молекулярные изменения, когда она повреждена, несвежая или близка к омертвлению, и при этих обстоятельствах наблюдаются различные сложные видоизменения в ответе.

1. Предварительное отрицательное колебание. Когда свет падает на сетчатку лягушки, иногда имеется кратковременное отрицательное отклонение, за которым следует нормальный положительный ответ. Это часто наблюдается в светочувствительном элементе (см. рис. 96, *b*).

2. Изменение знака ответа. С другой стороны, в несвежей сетчатке вследствие молекулярного изменения ответ приобретает обратный знак (Уоллер), т. е. он теперь становится отрицательным. Работая с тем же светочувствительным элементом в разные дни, я нашел, что он периодически проявляет этот обратный ответ.

3. Временное усиление тока при выключении света. Другой очень интересный факт, который наблюдали Куне и Стейнер в сетчатке, заключается в том, что немедленно при выключении света иногда наблюдается внезапное

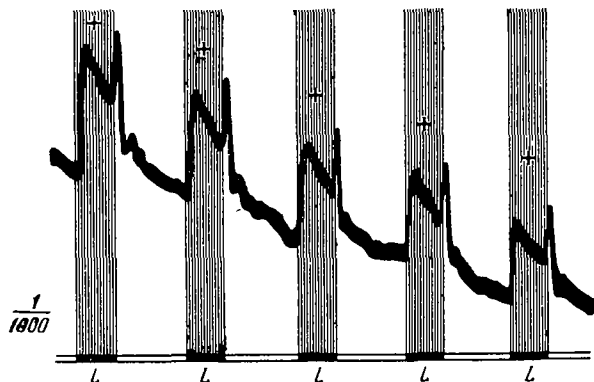


Рис. 106. Временное положительное увеличение в сетчатке лягушки после выключения света *L* (по Уоллеру)

увеличение тока сетчатки, прежде чем произойдет обычное восстановление. Это очень хорошо обнаруживается в сериях записей, полученных Уоллером (рис. 106).

Заметно, что при освещении ответная кривая повышается, что продолжительное освещение приводит к ее снижению и что при выключении света

наблюдается кратковременное повышение тока. Я привожу здесь серии записей, которые показывают замечательное сходство между ответами элементов и сетчатки, даже в отношении уже описанных ненормальностей (рис. 107). Я могу упомянуть здесь, что некоторые из этих любопытных эффектов, т. е. предварительное отрицательное подергивание и внезапное увеличение тока при выключении света, были замечены также Минхиным в фотоэлектрических элементах.

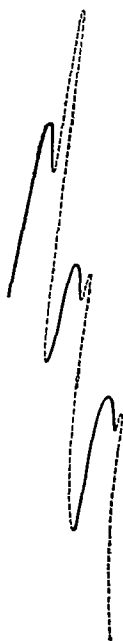


Рис. 107. Ответы в серебряном элементе

Сплошная линия представляет ответ во время света (полминутная экспозиция), пунктирная линия — восстановление во время темноты. В конце заметно положительное сокращение

нии света ЭДС внезапно увеличивается почти до своего первоначального положения¹.

3) Я иногда получал следующий любопытный результат. На воздействие света имеется ответ, скажем, вверх. При продолжении действия света ответ

т. е. предварительное отрицательное подергивание и внезапное увеличение тока при выключении света, были замечены также Минхиным в фотоэлектрических элементах.

4. Снижение и изменение знака ответа. Мы видели, что при непрерывном действии света ответная реакция начинает снижаться. Иногда этот процесс очень быстрый, и в любом случае при длительном действии света отклонение падает.

1) Снижение может почти достигать нуля. Если теперь выключить свет, происходит понижение в направлении восстановления, т. е. на графике вниз и даже ниже нуля, после чего следует послеосцилляция (рис. 108, a).

2) Если свет продолжается в течение длительного времени, снижение идет даже ниже нуля, т. е. ответ становится явно отрицательным. Если свет выключить, наблюдается отскок к восстановлению, вообще говоря, со слабым предварительным сокращением вниз (рис. 108, b, c). Этот отскок достигает не только нулевого положения, но иногда и выше этого положения. Мы имеем здесь параллель со следующим наблюдением Девара и Мак Кендрика: «Когда диффузный свет ударяет в глаз лягушки, после того как он достигал довольно устойчивого состояния, природная ЭДС в первый момент увеличивалась, затем уменьшалась, при продолжении действия света она еще слабо уменьшается до точки, где остается довольно постоянной, и при удалении света ЭДС внезапно увеличивается почти до своего первоначального положения»¹.

¹ «Proc. Roy. Soc. Edin.», 1873, p. 153.

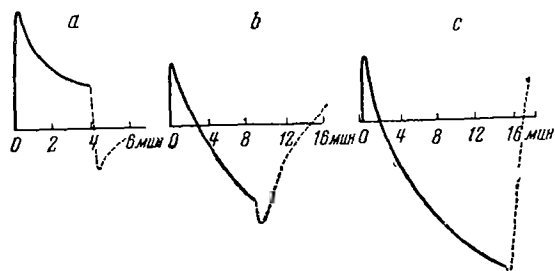


Рис. 108. Падение при продолжительном действии света
a — падение выше нуля; при выключении света отскок к нулю, послеосцилляция; *b* — падение ниже нуля; при выключении света отскок обратно к нулю, с предварительным отрицательным сокращением; *c* — то же самое, отклонение еще ниже; отрицательное сокращение почти исчезает

снижается к нулю и остается в нулевом положении, при этом дальше во время воздействия раздражителя нет эффекта. Но при прекращении действия светового раздражителя наблюдается ответное понижение, за которым следует обычное восстановление. Это напоминает нам несколько подобное ответное действие, произведенное постоянным электрическим током на мышце. В момент «выключения» наблюдается ответное сокращение, но впоследствии мускул остается спокойным в период прохождения тока, но при размыкании тока наблюдается второе ответное сокращение.

Выводы. Итак, мы видим, что ответ светочувствительного неорганического элемента при раздражении светом является во всех отношениях сходным с ответом сетчатки. В обоих случаях при нормальных условиях имеем положительное изменение, и интенсивность ответа в определенном пределе увеличивается с продолжительностью освещения; температура в обоих случаях действует одинаково; в обоих случаях имеется сравнительно слабое утомление; связь увеличения ответа с интенсивностью раздражителя одинакова в обоих случаях; наконец, даже в ненормальностях — таких, как обратный ответ, предварительное отрицательное сокращение вначале и конечное положительное сокращение при прекращении освещения и снижение или отмена при продолжительном действии света — отмечаются параллельные эффекты.

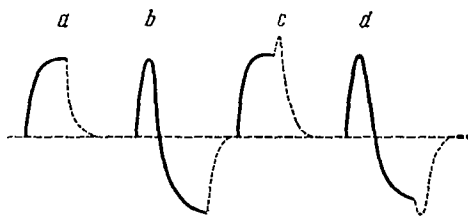


Рис. 109. Определенные последствия света

Мы можем отметить здесь определенные интересные связи даже в этих ненормальных ответах (рис. 109). Если положение равновесия остается всегда постоянным, то легко понять, каким образом поднимающаяся кривая достигала своего максимума; при прекращении действия света восстановление должно продолжать *понижение* по направлению к положению равновесия (рис. 109, *a*), после прекращения продолжительного действия света должно быть восстановление вверх по направлению к исходному положению равновесия (рис. 109, *b*). Любопытно, что в определенных случаях мы получаем при прекращении воздействия света предварительное отклонение от нуля, или положения равновесия, вверх, как в *c* (ср. также рис. 107), и вниз, как в *d* (ср. также рис. 108, *b*).

Наконец, в качестве главного обобщения о действиях, произведенных световым раздражителем, мы находим, что не осталось факта в ответах, нормальных или ненормальных, проявленных сетчаткой, который не имел бы своей копии в светочувствительном элементе из неорганического материала.

Глава XIX

ЗРИТЕЛЬНЫЕ АНАЛОГИИ

Действие короткой экспозиции света — Послеосцилляции — Положительное и отрицательное послеизображения — Бинокулярное чередование зрения — Период чередования, изменяемый физическими условиями — Послеизображения и их восстановление — Подсознательное зрительное впечатление

Мы уже ссылались на электрическую теорию зрительного импульса. Мы видели, как вспышка света вызывает кратковременный электрический импульс не только в сетчатке, но также в ее неорганическом заменителе. Таким образом, свет производит не только зрительный, но также электрический импульс, и не является невероятным, что оба они могут быть тождественными. С другой стороны, изменение интенсивностей света вызывает повышение соответствующих интенсивностей тока, и кривые, которые представляют связь между увеличивающимся раздражителем и увеличивающимся ответом, в общем согласуются с соответствующей кривой зрительного ощущения. В настоящей главе мы увидим, как эта электрическая теория не только объясняет простым способом обычное зрительное явление, но также очень соблазнительна для объяснения других явлений, которые пока очень неясны.

Мы видели на серебряном элементе, что, если молекулярные состояния передней и задней поверхностей были точно подобные, они не имели тока. В практике, однако, это является редким случаем. Просто говоря, имеется слабое различие и слабый ток в цепи. Таким образом, видно, что может существовать слабый ток, к которому действие света прибавляется алгебраически. Световой раздражитель может, таким образом, увеличивать существующий ток темноты (положительное изменение). При прекращении действия света ток ответа вновь исчезает и затем остается только слабый первичный ток.

Любопытно отметить, что в случае сетчатки закрывание глаза также не является ощущением абсолютной темноты, а имеется обычное слабое ощущение света, известное как «внутренний свет сетчатки». Действие, произведенное внешним светом, накладывается на этот внутренний свет. Опре-

деленные любопытные результаты этой алгебраической суммации будут видны позже.

Действие короткой экспозиции света. Если мы вспышкой света действуем на светочувствительный элемент, ее действие является не мгновенным, а растет со временем. Оно достигает максимума несколько позже времени падения света, а затем постепенно исчезает. С другой стороны, как мы

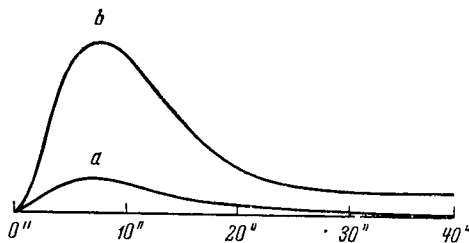


Рис. 110. Ответные кривые светочувствительного серебряного элемента

Показывающие большее постоянство последствия, когда раздражитель сильнее. a — короткая экспозиция в 2'' света интенсивностью 1, b — короткая экспозиция в 2'' света интенсивностью в девять раз сильнее, чем в a

предварительно видели относительно механического напряжения, последствие сохраняется в течение несколько большего времени, когда раздражитель сильнее. То же самое является справедливым для последствия светового раздражителя. Две кривые, которые иллюстрируют это, приводятся на рис. 110. Относительно первой точки, когда максимальный эффект достигается через некоторое время после прекращения короткой экспозиции, соответствующий опыт с глазом может быть проделан следующим образом. На конец трубки помещается стеклянный диск, покрытый лаковой копотью (закопченный стеклянный диск), на котором при царапании булавкой пишутся некоторые слова, просвечивающиеся на свету. Длина трубки приспособляется так, что диск оказывается на расстоянии наибольшего отчетливого видения глазом с помощью трубки, приставленной к глазу. Затемненный диск поворачивается к источнику сильного света, и короткая экспозиция достигается опусканием фотографической шторки, помещенной между диском и глазом. Найдено, что при закрывании глаза немедленно после короткой экспозиции едва ли имеется достаточно определенное зрительное ощущение; однако после короткого времени запись на затемненном диске начинает появляться в виде светлого фона, достигает максимальной интенсивности и затем постепенно исчезает. В этом случае раздражитель действует короткое время; свет при этом включается прежде, чем достигается максимальный эффект. Последствие здесь *положитель-*

ное, при этом нет обратимости или интервала темноты между прямым изображением и последующим изображением; одно является продолжением другого. Но мы увидим, если свет выключается после максимального эффекта, что достигается продолжительной экспозицией, это непосредственное послеизображение будет отрицательным (см. ниже). Относительное постоянство послеэффекта света различных интенсивностей может быть показано следующим образом.

Если быстро положить порошок магния на черную доску и зажечь в темной комнате, наблюдатель не может познакомиться с обстановкой при мгновенной вспышке света, кроме того, быстрый детальный осмотр затемняется сопутствующим дымом. Однако, если немедленно после вспышки закрыть глаза, ощущение дыма, затемняющего обстановку, исчезнет первым и останется ярким более устойчивое послеощущение обстановки, которую затем можно отчетливо изучить. Этим способом мы часто могли отчетливо наблюдать при закрывании глаз чрезвычайно короткий феномен света, который иначе нельзя наблюдать или вследствие его чрезмерной быстроты, или ослепительного характера¹

Послеосцилляции. В случае светочувствительного серебряного элемента мы видели (рис. 105), что, когда он подвергается некоторое время воздействию сильного света, ток ответа достигает максимума и при остановке раздражителя немедленно отклоняется к восстановлению. В этом отклонении может быть переход за нуль равновесного положения, и, таким образом, производится послеосцилляция.

Если имеется слабый первоначальный ток, этот вызванный колебательный ток благодаря алгебраической суммации вызовет ток в цепи поочередно слабее и сильнее, чем начальный ток.

Зрительное возвращение. Переход в зрительную цепь должен вызываться методом чередующихся серий, вызванных изображениями. При прекращении света высокой интенсивности и большой продолжительности немедленным эффектом было отрицательное отклонение, в отличие от положительного последействия, которое следует за короткой экспозицией.

Следующее отклонение является положительным, вызывая ощущение блеска. Это продолжается в повторяющихся сериях.

Если мы посмотрим некоторое время на очень яркий предмет, лучше одним глазом, при закрывании глаза имеется непосредственное ощущение темноты, за которым следует ощущение света. Эти ощущения, чередуясь,

¹ В качестве примера можно упомянуть опыт, который я видел при быстрой плавке металлов, показанной в Королевском институте (1901), где благодаря ослепительному свету и густому дыму невозможно было видеть, что происходило в тигле. Но я мог увидеть каждую деталь *при закрывании глаз*. Действия дыма, являющегося менее светящимся, рассеялись первыми, и осталось послеизображение расплавленного металла, становящегося яснее на сетчатке.

и приводят к явлениям повторяющегося зрения. С закрытыми глазами положительные или световые фазы более видны.

Это явление может быть наблюдаемо несколько иным способом. После попадания в глаза яркого света мы можем посмотреть на достаточно освещенную стену. Темные фазы теперь станут более заметными.

Если, однако, мы посмотрим на тускло освещенную стену, и темная и светлая фазы будут заметны поочередно.

Отрицательный эффект обычно объясняется утомлением. Предполагается, что это положение сетчатки, нарушенное светом, является «уставшим» и отрицательное изображение образуется вследствие истощения. Благодаря этому истощению предполагается или присутствие утомляющего вещества, или нарушения чувствительного элемента ткани, или и того и другого. В таком случае мы должны предположить, что это утомление с его логически вытекающим отрицательным образом постепенно и окончательно исчезает при возвращении сетчатки к ее нормальному состоянию.

Мы находим, однако, что это не является случайным для отрицательного знака, который повторяется при чередовании с положительным. Принятая теория утомления неспособна объяснить это явление.

В светочувствительном серебряном элементе мы нашли, что молекулярное напряжение, произведенное светом, вызывало ток ответа, и прекращение света производило колебательное последствие. Чередующееся последствие в точках сетчатки вызывалось подобными процессами.

Бинокулярное чередование зрения. При исследовании явления повторяющегося зрения я открыл интересный факт, что два нормальных глаза не видят одинаково хорошо в данный момент и что зрительный эффект в каждом глазу испытывает ежеминутное колебание таким образом, что ощущение в одном дополняется к ощущению в другом, при этом сумма двух ощущений остается приблизительно постоянной. Таким образом, они видят и затем, относительно говоря, отдыхают поочередно. Это разделение труда в бинокулярном зрении является очевидным преимуществом.

Что касается максимума ощущения в двух сетчатках, то тогда наблюдается относительное замедление полупериода. Это можно наблюдать стереоскопом, несущим вместо стереофотографа надрезанные пластины, через которые мы наблюдаем свет. Конструкция состоит из двух наклонных разрезов на соответствующем расстоянии друг от друга. Один разрез R наклонен вправо, а другой L — влево (см. рис. 111). Когда конструкция просматривается через стереоскоп, правый глаз будет видеть, скажем R , а левый — L , оба изображения окажутся наложенными, и мы увидим наклонный крест. Если стереоскоп повернуть вверх и посмотреть на крест в течение некоторого времени непрерывно, найдем, благодаря уже упомянутому чередованию, что в то время как одна ветвь креста начинает тускнеть, другая становится светлее и *vice versa*. Когда глаза закрываются, чередующиеся отклонения становятся значительно более заметными, чистое колебательное

последствие тогда получается наиболее наглядным образом. После просмотра через стереоскоп в течение 10 сек. или больше глаза закрываются. Первым наблюдаемым эффектом оказывается явление темноты вследствие отдачи. Затем *одна* светлая ветвь креста сначала проектируется косо на темное поле и потом медленно исчезает, после чего вторая (наблюдаемая другим глазом) отбрасывается внезапно в направлении, перпендикулярном первой. Это чередование продолжается в течение долгого времени и производит странный эффект двух светлых лопастей, скрещивающихся и раскрещивающихся друг с другом.

Другой метод демонстрации явления чередования еще более удивительным способом заключается в том, чтобы наблюдать два различно написанных ряда двумя глазами. Равнодействующим эффектом является пятно, благодаря наложению, и надпись не может быть прочитана с открытыми глазами. Но при закрывании их сложное изображение анализируется поочередно в его составных частях, и, таким образом, мы получаем возможность читать лучше закрытыми глазами, чем открытыми. Этот период чередования изменяется с возрастом и с состоянием глаза. Он, вообще говоря, короче в молодости. Мы видели, что он изменяется у различных индивидуумов от 1 до 10" или больше. Период около 4" является наиболее обычным. У тех же самых индивидуумов, с другой стороны, этот период несколько изменяется в связи с предыдущими состояниями покоя или активности. Очень рано утром, после сна он оказывается наиболее коротким. Ниже я привожу ряд записей, полученных наблюдением.

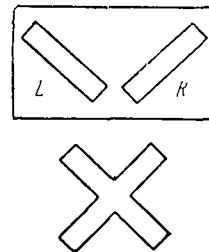


Рис. 111. Стереоскопический чертеж

Период, сек.		Период, сек.	
8 час.	3	18 час.	5,4
12 »	4	21 »	5,6
15 »	5	23 »	6,5

С другой стороны, если один глаз охлажден, а другой подогрет, в одном глазу колебания сетчатки быстрее, чем в другом. Более быстрое колебание обгоняет медленное, и мы получаем интересное явление «зрительных тактов».

Послеизображения ^[23] и их восстановление. В опытах со стереоскопом и проектированием креста послеизображение креста видно закрытыми глазами вначале очень отчетливо — так отчетливо, что некоторая неровность в краях наклоняющихся ветвей в конструкции может быть отчетливо доказана. Таким образом, можно на сомневаться в «объективной» природе напряженного впечатления на сетчатке, которое при прекращении прямого светового раздражителя дает повышение в послеколебаниях с сопутствующим зрительным повторением. Поэтому это повторение можно считать доказа-

тельством физического напряжения, полученного на сетчатке. Повторяющееся послеизображение очень отчетливо вначале и становится слабее с каждым повторением; наступает время, когда трудно сказать, является ли видимое изображение объективно вызванным эффектом, или следствием переутомления, или просто эффектом «памяти». В действительности нет резкой границы между этими явлениями, одно переходит в другое. Что эта «память» изображения обуславливается объективным переутомлением, является очевидным благодаря его повторению

В связи с этим интересно заметить, что некоторые несомненные явления памяти также повторяются. «Определенные ощущения, которые не имеют соответствующего процесса вне тела, обычно группируются для удобства под этот термин (память). Если глаза закрыты и картина вызывается по памяти, найдено, что эта картина не может быть удержана, а будет периодически исчезать и появляться»¹.

Зрительные впечатления и их повторение часто продолжают существовать в течение очень продолжительного времени. Обычно случается, что вследствие усталости повторяющиеся изображения исчезают; но в некоторых случаях долгое время спустя после этого исчезновения они самопроизвольно будут снова появляться в наиболее неподходящие моменты. В одном случае повторение наблюдалось во сне почти через три недели после первичного впечатления. В связи с этим является крайне интересным восстановление изображений, которые наблюдались в течение дня, при закрывании глаз ночью.

Подсознательное зрительное впечатление. Поскольку определенные эксперименты воспроизводят повторяющееся зрение, вышеупомянутое явление становится видимым в неожиданных местах. Внимательно посмотрев на окно, я получал последующее вызванное изображение при закрывании глаз; внимание концентрировалось на окне, и я видел только окно или как прямое действие, или как последствие. В результате многочисленного повторения я нашел, что благодаря усталости отдельного участка сетчатки после закрывания глаз я не мог больше видеть послеизображение окна; однако вместо этого я отчетливо видел круглое отверстие, закрытое оконным стеклом, и я даже заметил зубчатый край разбитого стекла. Я не сознавал существования круглого отверстия, находящегося вверху на стене. Изображение этого запечатлелось само на сетчатке без моего сознания и, бесспорно, вызвано повторением изображений, которые оставались незамеченными, потому что мое начальное поле послеизображения [24] заполнялось и мое внимание направлялось к повторению изображения окна. Как только оно ослабевало, мое поле послеизображения было относительно слабее из-за моей рассеянности, и я не мог увидеть того, что не замечал раньше. Таким образом, оказывается, что в дополнение к изображениям, запечатлен-

¹ Scripture. The new Psychology, p. 101.

ным на сетчатке, которые мы сознаем, имеется много других, которые запечатлеваются без нашего сознания. Мы забываем отмечать их потому, что наше внимание направляется на что-нибудь другое. Но в последующий период, когда память находится в пассивном состоянии, эти изображения могут вдруг восстановиться благодаря явлению повторения. Это наблюдение может дать объяснение некоторым явлениям, связанным со зрительными иллюзиями и галлюцинациями, неразличимыми с другими болезнями. В этих случаях физические эффекты, оказывается, не имеют объективной причины. Так как находящиеся в памяти многочисленные зрительные впечатления являются бессознательно произведенными на сетчатке, не кажется совсем неправдоподобным, что многие из этих зрительных иллюзий могут быть обусловлены объективными причинами.

Глава XX

ОБЩИЙ ОБЗОР И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы видели, что раздражитель вызывает определенный возбудительный эффект в живых веществах и это вызванное возбуждение иногда проявляется в видимой форме, как, например, в мышце. Однако во многих других случаях, например в нерве или в сетчатке, не наблюдается видимого изменения, но нарушение, произведенное раздражителем, проявляется в определенных изменениях электрических свойств. В то время как механическая форма ответа ограничена, электрическая форма является универсальной.

Найдено, что эта раздражимость ткани, проявляющаяся в ее способности к электрическому или механическому ответу, зависит от ее физиологической активности. При определенных условиях ткань может переходить из реагирующего в нереагирующее состояние, временно при обработке анестетиками или длительно при обработке ядами. Отмечаем, что ткань погибает, если каким-либо способом сделать ее длительно нереагирующей. Мы видели затем, что убитая ткань переходит из реагирующего состояния в нереагирующее состояние. На основании путаницы «мертвых» вещей с неодушевленным веществом предполагалось, что неорганические вещества, подобно мертвым животным тканям, должны быть нереагирующими или неспособными возбуждаться раздражителями. Было показано, что это предположение является необоснованным.

Эта «необъяснимая концепция раздражимости стала исходной точкой,— цитируются слова Ферворна ¹,— *витализма*, который в своей наиболее законченной форме утверждал дуализм живой и безжизненной Природы ... Виталисты,— продолжает он,— вскоре более или менее совершенно отстранили механическое и химическое объяснения жизненных явлений и выдвинули как объяснительный принцип всерегулирующую неизвестную и непостижимую „сверхмеханическую силу“». В то время как химические и физические силы ответственны за все явления в безжизненных телах, в живых организмах эта особая сила производит и регулирует все жизненные действия.]

¹ Verwor n. General Physiology, p. 18.

«Позже, однако, виталисты не производили анализов жизненной силы; они использовали ее в совершенно мистической форме как удобное объяснение всех видов жизненных явлений. Вместо реального объяснения было достаточно такой простой фразы, как „жизненная сила“, и это означало мистическую силу, относящуюся только к организмам. Таким образом было легко „объяснить“ наиболее сложные жизненные явления».

Из этого положения, с его предположением сверхфизического характера ответа, ясно, что при открытии подобных эффектов среди неорганических веществ теоретическая поддержка такого дуализма в природе должна немедленно потерять почву [26].

В предыдущих главах нами показано, что нет факта исключительной ответной реакции и все эти изменения в ответе, которые встречаются при различных условиях, встречаются в растениях и металлах так же, как и в животных тканях. Сейчас хорошо сделать общее обследование этих явлений, которые проявляются в веществах трех классов.

Мы видели, что волна молекулярного нарушения в живой ткани животного при раздражении сопровождается электрической волной и что в определенных типах ткани раздраженный участок является положительным по отношению к другим, менее разрушенным участкам, тогда как в других наоборот. Чтобы получить электрическую ответную реакцию, важно иметь ведущие к гальванометру контакты, неодинаково подверженные возбуждению; наконец, это осуществляется или 1) «повреждением» одного контакта, так, чтобы возбуждение, вызванное в этом месте, было относительно слабее, или 2) введением блока между двумя контактами, так что возбуждение достигает только одного контакта.

Кроме того, было показано, что этот характерный для возбуждения электрический ответ при раздражении не ограничивается животными, но имеется также и в растительных тканях. В вышеупомянутых изменениях электрических свойств, которые вызывались в нерве и мышце, использовали метод повреждения или метод блока.

Переходя к неорганическим веществам и используя исходное экспериментальное оборудование, мы нашли, что те же электрические ответы вызываются в металлах при раздражении.

Отрицательное изменение. Во всех случаях, будь то животное, растение или металл, мы можем получить ответ методом так называемого отрицательного изменения, т. е. уменьшением возбудимости одного контакта физическим или химическим средством. Раздражитель вызывает временное уменьшение существующего тока, при этом изменение зависит от интенсивности раздражения (рис. 4, 7, 54).

Связь между раздражением и ответом. Мы нашли, что во всех трех классах интенсивность ответа увеличивается с увеличением раздражения. Однако при очень высоких интенсивностях раздражения имеется тенденция у ответа достичь предела (рис. 30, 32, 84). Закон, известный под именем закона

Вебера — Фехнера, показывает подобную характеристику в отношении между раздражителем и ощущением [20]. И если ощущение является мерой физиологического эффекта, то мы можем выразить это соотношение физиологической кривой и кривой ощущения. Мы теперь видим, кроме того, что физиологические действия сами себя окончательно подчиняют простым физическим явлениям.

Действия суммации. Во всех трех типах неэффективные раздражения становятся эффективными в результате суммирования.

С другой стороны, быстро следующие друг за другом раздражения производят максимальный эффект, они поддерживают равновесие силой восстановления, и продолжительность раздражения не производит дальнейшего действия одинаково в трех случаях (рис. 17, 18, 86).

Однородность ответов. В ответах животного, растения и металла мы встречаемся со случаем, где ответы являются однородными (рис. 112).

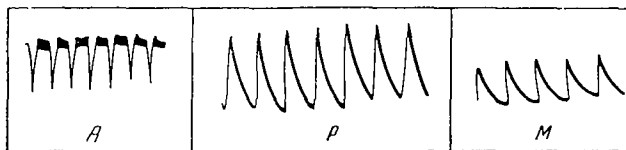


Рис. 112. Однородные ответы в нерве (А), растении (Р) и металле (М)

Нормальный ответ в нерве изображается «вниз». В этом и следующих рисунках А — запись ответов у животных, Р — у растений, М — в металле

Утомление. С другой стороны, имеется иной случай, где выявляется утомление.

Данное прежде объяснение утомления в животных тканях (что оно обуславливается диссимиляцией, или нарушением ткани, осложненной присутствием продуктов утомления, тогда как восстановление обуславливается ассимиляцией, для которой материал приносится током крови) долго казалось несоответствующим, так как восстанавливающий эффект сменяет короткий период отдыха даже в отрезанной бескровной мышце. Но что явления утомления и восстановления первоначально не зависели от диссимиляции или ассимиляции становится очевидным само по себе, когда мы находим точно такой же эффект, произведенный не только в растениях, но и в металлах (рис. 113). С другой стороны, показано, что эти эффекты первоначально обуславливаются совокупными остаточными напряжениями и что короткий период отдыха при этом снимает переутомление, а также признак утомления.

Ступенчатый эффект. Теория диссимиляции, вызванной раздражителем, снижающим функциональную активность ниже нормального значения и, таким образом, вызывающим утомление, непосредственно опровергается

«ступенчатым» эффектом, где последовательно равные стимулы производят увеличивающийся ответ. Мы наблюдали подобное явление в растениях и металлах, где последовательные ответы на равные раздражения проявляли увеличение, очевидно, благодаря постепенному снятию молекулярной медлительности (рис. 114).

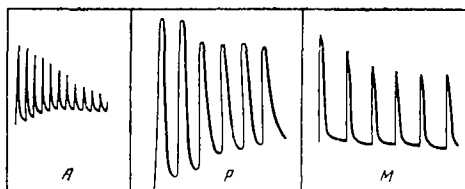


Рис. 113. Утомление в мышце (А), растении (Р), металле (М)

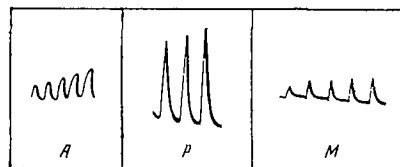


Рис. 114. «Ступенчатость» в мышце, растении и металле

Увеличенный ответ после непрерывного раздражения. Эффект до некоторой степени подобен описанному суммарному ответу вследствие увеличенной молекулярной подвижности и иногда обнаруживается после непрерывного раздражения не только в животных тканях, но также и в металлах (рис. 115).

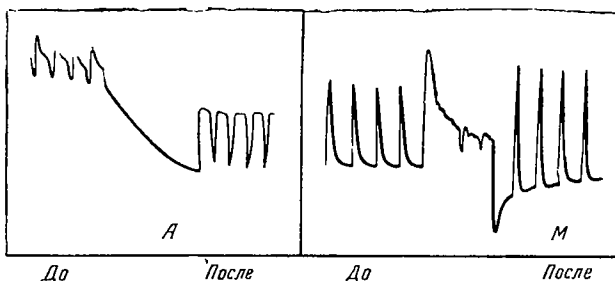


Рис. 115. Увеличенный ответ после продолжительной стимуляции в нерве и металле

Нормальный ответ в животной ткани изображается «вниз», в металле «вверх»

Измененный ответ. В случае нерва мы видели, что нормальный ответ, который является отрицательным, иногда меняет знак на положительный, когда образец несвежий. С другой стороны, в сетчатке нормальный положительный ответ превращается в отрицательный при тех же самых условиях. Аналогично мы нашли, что растение при подсыхании часто дает положительный вместо обычного отрицательного ответа (рис. 28). При прибли-

жении гибели в результате действия на растения крайних температур в них иногда наблюдается то же самое изменение ответа. Эта обратимость ответа вследствие специфического молекулярного изменения также наблюдалась в металлах.

Но эти видоизмененные ответные реакции обычно получаются нормальными, когда образец подвергается или сильному, или длительному раздражению (рис. 116).

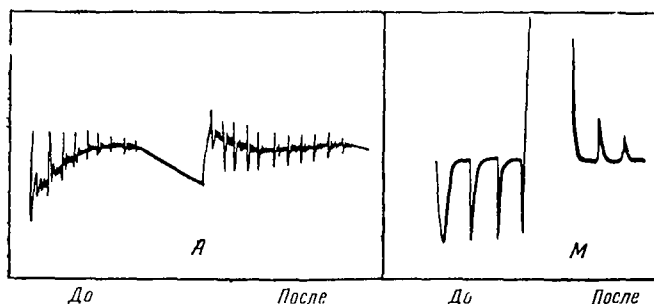


Рис. 116. Измененный ненормальный ответ в нерве (А) и металле (М), превращенный в нормальный после продолжительного раздражения

А — запись для нерва (записывающий гальванометр неаперриодический показывает после осцилляций), ненормальный «вверх» превращается в нормальный «вниз» после продолжительной стимуляции. М — запись для металла, ненормальный «вниз» превращается в нормальный «вверх» после подобного раздражения

Двухфазное изменение. Двухфазное изменение наблюдается в нерве, если волна нарушения молекулярных свойств не достигает двух контактов в один и тот же момент или если скорость раздражения не является одинаковой в двух точках. Подобное двухфазное изменение наблюдается также в ответах растений и металлов (рис. 26, 68).

Действие температуры. В животных тканях ответ получается слабым при низких температурах. При оптимальной температуре он достигает своей наибольшей амплитуды; выше максимальной температуры он снова очень сильно уменьшается.

Мы наблюдали те же самые явления в растениях. В металлах при высоких температурах ответ также очень сильно уменьшается (рис. 38, 65).

Действие химических реагентов. Наконец, как ответ животной ткани повышается под влиянием стимулирующих веществ, понижается угнетающими веществами и уничтожается ядами, точно такое же повышение, угнетение или уничтожение ответа мы нашли в растениях и металлах.

Мы видели, что критерием, по которому распознается ответ как специфический для живого, является его уничтожение действием определенных реагентов, так называемых ядов. Мы находим, однако, что «яды» также уничтожают ответ в растениях и металлах (рис. 117). Точно так же, как животные ткани переходят из состояния отзывчивости при жизни в состояние

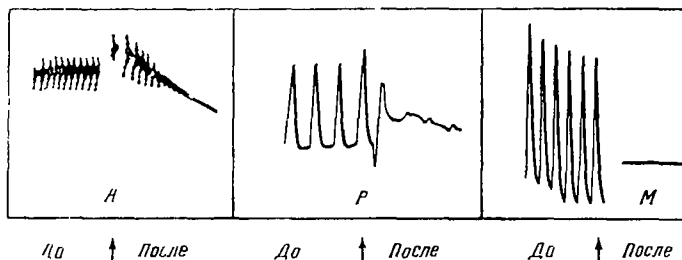


Рис. 117. Уничтожение ответа в нерве, растении и металле действием одинакового «яда»

Первая половина в каждой серии показывает нормальный ответ, вторая половина — уничтожение ответа после применения реагента

неотзывчивости, когда убиваются ядами, мы находим металлы превращенными из отзывчивого в неотзывчивое состояние действием тех же самых «ядовитых» реагентов.

Параллель является еще более поразительной, так как хорошо известно относительно животных тканей, что тот же самый наркотик, применяемый в больших или малых дозах, может иметь противоположный эффект, и в предшествующих главах мы видели, что то же самое утверждение оказывается применимым для растений и металлов.

Световой раздражитель. Даже ответы такого высокоспециализированного органа, как сетчатка, строго соответствуют неорганическим ответам. Мы видели, как световой раздражитель вызывает в искусственной сетчатке ответы, которые совпадают во всех своих деталях с ответами, произведенными в настоящей сетчатке. Это было видно на неэффективных раздражителях, становящихся эффективными после повторения, во взаимной связи между раздражителем и ответом и в воздействиях температуры, а также в явлении послеосцилляции. Эти сходства даже становятся близкими, причем самые ненормальности ответа сетчатки находят свое отражение в неорганике.

Таким образом, найдено, что живой ответ во всех разных проявлениях является только повторением ответов, наблюдаемых в неорганическом мире. В этом нет элементов таинства или причуды, что, например, мы должны были допустить, применяя представление о сверхмеханической жизненной силе, действующей в противоречии с теми физическими законами, которые

управляют миром вещей. Нигде во всем ряду этих ответных явлений — включая сюда металлы, растения и животные — мы не обнаружим какого-либо нарушения непрерывности. Очевидно в изучении таких сложных процессов, как явление раздражимости, мы должны, конечно, ожидать, что столкнемся со многими трудностями. Однако эти трудности преодолимы, они, подобно другим, должны встречаться, а их исследование должно терпеливо продолжаться без постулирования специальных сил, чье удобное свойство заключается в том, чтобы облечь все критические положения в свою неопределенность. Если, по крайней мере, мы когда-либо сможем понять запутанный механизм животной машины, необходимо согласиться с тем, что сейчас мы не должны избегать проблем и использовать простые фразы, которые действительно ничего не объясняют.

Мы видели, что среди явлений ответа нет основания для предположения жизненной силы. Наоборот, они являются физико-химическими явлениями, допускающими физическое изучение с такой же определенностью, как что-либо другое в неорганической области ^[27].

Физиологи должны научить нас читать в ответных кривых историю влияния различных внешних агентов и состояние жизни. Этими средствами мы способны проследить постепенное уменьшение отзывчивости при утомлении, при чрезмерном нагревании и охлаждении, ее повышение возбуждающими средствами, прекращение жизненных процессов ядом.

Исследования, которые были только что описаны, возможно могут перенести нас дальше на одну ступень, при этом доказывается, что эти вещи определяются не игрой непознаваемой и произвольной жизненной силы, но работой законов, которые, как известно, не изменяются, действуя одинаково и однообразно повсюду в органическом и неорганическом мирах ^[28].

ИССЛЕДОВАНИЯ
РАЗДРАЖИМОСТИ
РАСТЕНИЙ



Предисловие

В этой работе [1] я излагаю свои исследования раздражимости у растений, выполненные новыми методами, которые позволили расширить эту область знаний и достигнуть высокой точности. В предыдущей работе [2] об ответных реакциях растений я использовал для записи ответа регистратор, переделанный из оптического писчика. Для поддержания автоматичности записи приходилось прибегать к такому неудобному и утомительному процессу, как фотография. Это серьезно задерживало развитие работы. Всякий исследователь, работавший с растениями, может легко представить затруднения, возникающие при быстрой смене времен года. Часто случается так, что к тому времени, когда разработан новый экспериментальный метод, он становится непригодным, так как сезон для исследования растения прошел, и приходится все откладывать на год. Несмотря на эти трудности, принятая мной большая серия опытов дала много интересных результатов. Они не только бросили свет на многие неясные проблемы, но также привели к открытию некоторых важных явлений в физиологии растений.

Более того, некоторые из этих результатов ставят под сомнение ряд общепринятых взглядов. Например, считалось, что у *Mimosa* отсутствует проведение возбуждения; распространяющийся импульс рассматривался в основном как гидромеханический. Вопрос о том, какова природа распространяющегося импульса — физическая или физиологическая, мог быть удовлетворительно решен, если бы само растение регистрировало скорость импульса и изменения этой скорости при разных физиологических изменениях. Но это лишь один из нескольких идеальных методов решения спорных проблем в жизни растений, понимание которых внесло бы большой вклад в физиологические исследования.

Желательно было избежать хлопотливой фотографической техники, требующей работы в темноте. В связи с этим следует напомнить, что помещение растений в темноту осложняет работу, вызывая изменения его нормальной возбудимости. Поэтому надо было разрешить проблему создания простых и прямых методов получения записи. Чтобы избежать влияния субъективного фактора на результаты, желательно было бы, чтобы растение автоматически получало абсолютно постоянные раздражения, само отвечало бы

на них, проходило бы процесс восстановления и снова повторяло весь этот цикл без какого-либо участия исследователя.

Трудности, встающие на пути осуществления этой задачи, поначалу кажутся неразрешимыми. Из-за трения писчика о регистрирующую поверхность вносятся серьезные ошибки в величины амплитуды и временные соотношения, получаемые при записи ответов. Как яркий пример этого можно привести запись ритмических сокращений листовой пластинки *Desmodium*, когда достаточно даже легкого трения о закопченную стеклянную пластинку, чтобы остановить запись колебательных движений.

После многих попыток мне, наконец, удалось преодолеть все трудности, используя резонирующий и колеблющийся регистраторы. Далее будет показано, что, даже несмотря на трудности прямой регистрации ритмических движений листовой пластинки *Desmodium*, записанные колебания дают изменения не только амплитуды и периода, но также и скорости движения в течение любой фазы ответной реакции. Опять-таки в целях точного измерения коротких промежутков времени, а это необходимо для определения латентного периода и скорости передачи возбуждения, я показал возможность записи столь коротких интервалов времени, как тысячная доля секунды. Короткий отчет об этом дается в моем сообщении «Об автоматическом методе исследования скорости проведения возбуждения у *Mimosa*», представленном Королевскому обществу [3]. Мы рассмотрим, в каких направлениях развивалось наше познание в области разработки новых методов и создания новых приборов, описанных в этой книге.

Представляя результаты этих исследований, напомним, что мы заставили с помощью автоматической записи сами растения рассказать свою собственную историю. Каждый опыт повторялся по крайней мере двенадцать раз, а во многих случаях и сто раз. Поэтому результаты опытов можно считать полностью достоверными. Предметом данного исследования является установление единства ответных реакций у растений и животных. Это чрезвычайно важно, так как мы можем ожидать, что на основании простых явлений у растительных организмов будут объяснены более сложные физиологические реакции в животных тканях.

Я пользуюсь возможностью поблагодарить моих сотрудников лицензиата медицины и хирургии Гурупрасанна Даса и магистра Суренда Чандра Даса за очень существенную помощь, оказанную ими при выполнении этих исследований.

Президенс.-Колледж, Калькутта
Октябрь 1912 г.

Дж. Ч. Бос

Глава I

ОЧЕРК О РАСТЕНИЯХ

*Действие окружающей среды на растения — Выявление внутреннего состояния организма по характеру ответной реакции — Проблемы, которые предстоит решить — Электрический ответ — Механический ответ — Орган движения у *Mimosa pudica* — Ответ у растения и животного — Различные фазы ответного движения — Графическая регистрация — Определение абсолютного движения листа и его временные соотношения — Специфичность воздействия разных факторов на кривую ответа — Особые трудности регистрации ответа у растений*

На первый взгляд растения с их кажущимся спокойствием и неподвижностью представляют полную противоположность животным с их разнообразными рефлекторными движениями и пульсирующими органами. Одна и та же среда с ее переменчивыми влияниями окружает как растения, так и животных. Буря и солнечный свет, жара летом и мороз зимой, засуха и дождь — все это и многое другое приходит и уходит. Какое же влияние оказывает среда на растения? Какие внутренние сдвиги в нем она производит? В общих чертах мы знаем, что окружающая среда лучше или хуже воздействует на растения. Но, очевидно, внутренние изменения остаются за пределами нашей видимости. Можно ли в деталях проследить общее действие среды на растения, а затем исследовать вопрос о ее особом влиянии на растительный организм? Существуют ли методы, позволяющие обнаружить, что данное воздействие среды способствует нормальному существованию растения, или наоборот; увеличивает или уменьшает это воздействие возбудимость растения; делает ли оно растение более или менее активным?

Возможно ли проследить внутренние изменения, ускользающие от нашего зрения, по характеру ответа самого растения на приложенное к нему раздражение? В этом случае интенсивность ответной реакции растения будет являться мерой жизненности организма. Очевидно, если бы данное влияние делало растение более возбудимым, то это проявилось бы в большей интенсивности ответа растения. Можно предположить, что легко возбудимое растение будет давать большую ответную реакцию на небольшое раздражение и наоборот, в состоянии депрессии даже очень сильное раздражение вызовет лишь слабый ответ. Таким образом, соотношение между силой

раздражения и величиной ответа являлось бы способом измерения физиологического состояния организма. С помощью этой закономерности могут быть обнаружены незаметные неустойчивые изменения в растениях при изменениях условий среды.

Все эти рассуждения предполагают, однако, что растение может давать осязаемый ответ на приложенное раздражение и этот ответ может быть зарегистрирован. Допустимость этого предположения будет разобрана в дальнейшем. Имеется много важных проблем, решение которых зависит от новых методов исследования. Например, какие формы раздражения вызывают ответную реакцию растений? Обладает ли растительная ткань, подобно мышцам животных, определенным периодом восприятия, который можно точно измерить? Является ли растительная ткань поддающейся утомлению? Зависит ли сила ее ответа от интенсивности раздражения? Способно ли возбуждение, вызванное в одном месте растения, передаваться на расстояние, подобно тому, как передается возбуждение вдоль нерва у животных? Если такое проведение существует, то имеет ли оно ту же природу, что и у животных? Можно ли обнаружить у растений ткань, способную ритмически сокращаться, подобно сердечной мышце животных? Если да, то обладают ли эти ритмические пульсации теми же свойствами? Итак, опять имеется ли общее сходство между ответными реакциями растений и животных? Так как в основе обоих лежит одна и та же протоплазма, то можно ли считать эти реакции одинаковыми по существу, хотя они и различаются по силе? Если последнее верно, то, поскольку простое объясняет более сложное, нельзя ли ожидать что физиологические реакции растений смогут осветить неясные стороны в подобных реакциях животных тканей?

Теперь возвратимся к вопросу, возможно ли регистрировать ответные реакции растений. Я уже указывал, что все растения отвечают на раздражение определенными электрическими изменениями, которые можно уловить с помощью соответствующих аппаратов¹. Однако для целей данной работы удобнее использовать видимое движение, которое встречается у некоторых растений. Среди подобных растений предпочтение было отдано *Mimosa pudica*.

Наиболее известный двигательный орган у *Mimosa*, листовая подушечка, состоит из массы ткани и находится в месте соединения или сочленения первичного листового черешка. На нижней стороне этого органа хорошо видна взбухшая масса. При возбуждении именно в этой части наблюдается «сокращение» паренхимы, следствием которого является опускание листа. Это внезапное движение составляет механический ответ листа на приложенное раздражение^[4]. Так же, как и сократительное движение мышцы, оно в подобных случаях, выражает характерный механический ответ.

¹ B o s e. Friday Evening Discourse.— Royal Institution, May, 1901; Comparative Electro-Physiology. London, Longman's, 1907.

Отклонимся на миг и рассмотрим процесс сокращения в целом, при этом необходимо оговориться, что наши настоящие знания не достаточны для выяснения *деталей* этого процесса. Предполагают, что в мышце в момент сокращения происходит перемещение и перераспределение жидкого материала¹. Известно, что в возбужденных клетках у *Mimosa* также исчезает жидкость, т. е. наблюдается уменьшение тургора^[5]. Предполагают, что каким-то образом это можно связать с уменьшением давления в пределах клетки².

Пфеффер³ наблюдал, что тычинки *Cynerea* сокращаются на 30% от первоначальной длины. При этом вода из клеток выделяется в межклеточное пространство. Механизм падения тургора неясен, на этот счет существуют разные предположения. Считают, что выделение жидкости осуществляется эластичной клеточной стенкой, которая выталкивает воду из клетки, так как в момент возбуждения протоплазма становится проницаемой^[7]. Возможно, что в этом процессе участвует и активное сокращение протоплазмы, благодаря которому жидкость выводится из клеточных вакуолей. Это последнее предположение рассматривается многими как неправдоподобное, хотя наблюдения Шютта и Бенеке указывают на то, что протоплазма клеток диатомовых водорослей при раздражении сокращается, отделяясь от клеточной стенки. Подобное сокращение протоплазмы наблюдали Негели у *Spirogyra* и Гофмейстер у *Nitella*^[8].

Независимо от того, какой теории мы станем придерживаться, бесспорным остается тот факт, что в обоих случаях наблюдается сходство растений и животных, а именно в ответ на возбуждение происходят коренные изменения в протоплазме, что находит внешнее выражение в изменении формы. Итак, регистрируя ответное движение, мы сможем проследить изменение возбудимости как у растений, так и у животных. Сходны ли эти изменения или нет, можно решить сравнением регистраций сокращений растительной и животной тканей при многообразных изменениях внешних условий

¹ «Шефер, работавший с высокодифференцированной мышцей крыла осы, нашел, что в каждой саркомере около центра содержится темное вещество, разделенное на две части диском Хенсена. В концах саркомеры содержимое прозрачно. Согласно Шеферу, прозрачный материал при акте сокращения проникает в трубчатые поры в центральном темном веществе». — *Starling. Elements of Human Physiology*, 8th edition, p. 31^[6].

² «Когда давление в клетке понижается, мы естественно предполагаем, что это происходит за счет понижения осмотического давления. Это понижение может доходить до 2,5—5 атмосфер и может вызываться как превращением осмотически активных веществ в теле, состоящих из больших молекул, так и изменением проницаемости плазмы и выделением веществ из клетки. Как доказательство *выделения материала* мы можем привести тот факт, который наблюдал Пфеффер, именно появление кристаллов неизвестной природы при выпаривании жидкости, заполняющей межклеточное пространство. Однако все еще имеются основания сомневаться в этом заключении. Замечательно, что плазмолитические исследования не дают никаких доказательств снижения осмотического давления». — *Jost. Plant Physiology*. English edition, 1907, p. 515.

³ Цит. по P f e f f e r. *Physiology of Plants*, vol. III. English edition, p. 75.

Опускание листа *Mimosa* происходит вследствие сокращения клеток нижней половины листовой подушечки. Для удобства я буду обозначать опускание листа как сократительное движение, в противоположность его выпрямлению, вызванному возвращением к нормальному, набухшему состоянию.

При изучении реакций растения на воздействие внешних стимулов прежде всего необходимо определить, какое время проходит от момента нанесения раздражения до начала видимого движения. Это время будем называть *латентным периодом*. Затем мы должны определить, какова скорость ответного движения листа и как скоро наступает прекращение сократительной фазы движения. После короткой паузы растение постепенно оправляется от действия раздражения, и лист возвращается в первоначальное положение. Далее мы должны узнать различные скорости этого постепенного возвращения. Для того, чтобы получить эти данные, необходимо наладить графическую регистрацию неповрежденного легко подвижного растительного органа. Эта регистрация должна давать нам не только итог движения, но также и соотношение разных фаз этого движения во времени. Прежде всего это касается конструкции записывающего приспособления, которое должно приходить в движение от натяжения, вызванного опусканием листа; след от писчика остается на пишущей поверхности, движущейся с одинаковой скоростью. Для этого приспособливают ось, поддерживаемую на специальных подшипниках. На этой оси горизонтально укрепляют балансир, а к нему вертикально крепят тонкую проволоку с изогнутым концом, которая выполняет роль писчика. Разные части этого устройства должны быть сделаны по возможности из алюминия, чтобы обеспечить минимальный вес. Черешок реагирующего листа прикрепляют шелковой ниткой к одному из плеч балансира, другое плечо с прикрепленным маленьким грузом служит противовесом. При возбуждении происходит опускание листа и прикрепленное к нему плечо балансира тоже опускается. Вертикальный писчик при этом передвигается, скажем, влево. Если конец писчика слегка касается закопченной стеклянной пластинки, которая опускается с постоянной скоростью посредством действия часового механизма, то будет вычерчиваться кривая, которая запишет опускание листа и возвращение его к норме, а также даст возможность проследить это движение по времени (рис. 1). Для этого необходимо знать скорость движения пластинки, с этой целью на ней записывают последовательные вертикальные линии — отметки времени, где каждый интервал равен, скажем, 1 мин.

Для того, чтобы выявить истинное движение листа, мы должны знать степень увеличения или уменьшения этого движения, вызванную самим записывающим устройством. Это будет зависеть от отношения длин писчика и балансира, а также от расстояния между точкой прикрепления листа и листовой подушечкой. Если длины плеч балансира и писчика равны, то писчик будет регистрировать движение, равное движению точки прикреп-

ления листа. Укорачивая плечо балансира до половины длины писчика, мы получим увеличение вдвое. Этот результат может быть достигнут прикреплением нити ближе к точке опоры. Таким образом, может быть получено увеличение любой силы.

С такой же легкостью можно осуществить и уменьшение. Если точка прикрепления нити находится на половине расстояния между подушечкой и концом листа, то движение, выполненное листом, будет равно половине движения, совершаемого концом листа. Переноса точку прикрепления ближе к листовой подушечке, можно получить любое уменьшение.

Таким образом, общее увеличение или уменьшение записи будет зависеть от двух факторов — с одной стороны, от соотношения между длиной писчика и длиной плеча, с другой стороны, от соотношения между расстоянием точки прикрепления от листовой подушечки и общей длиной листа.

Итак, если балансир вызывает увеличение в четыре раза, а точка прикрепления вызывает уменьшение в половину, то суммарное увеличение будет равно $4 \times \frac{1}{2} = 2$. Так как первичный черешок *Minosa* двигается довольно энергично, то подбирается режим регистрации, либо равный, либо составляющий $\frac{2}{3}$ от движения листа. Запись, полученная таким способом, приведена на рис. 2. Высота этой кривой отображает амплитуду движения, а горизонтальное расстояние — соответствующее время. Восходящая часть кривой *ab* указывает на опускание листа, а нисходящая *bc* — на постепенный подъем, возвращение к норме. Ответное движение проявляется через очень короткое время после раздражения — электрического удара, опускание листа также заканчивается в относительно короткий промежуток времени. В записях, полученных на быстро двигающейся пластинке, эти характеристики видны лучше. Подробные записи будут приведены ниже. Процесс возвращения к норме более замедлен, начальная часть кривой *bc* проходит сравнительно быстро, постепенно замедляясь к концу. Полное восстановление в данном конкретном случае наступило через 12 мин.

Если бы мы смогли прикладывать тождественные по силе раздражения через строго регулярные и подходящие интервалы времени и если физиологическое состояние реагирующей ткани осталось бы постоянным, то мы смогли бы получить серию ответных сокращений, которые практически были

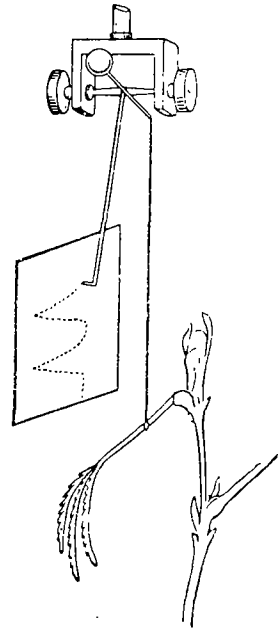


Рис. 1. Схематическое изображение регистратора ответа

бы идентичны. Но поскольку физиологическое состояние имеет тенденцию изменяться под влиянием условий внешней среды, то запись даст нам указание на изменение внутреннего состояния организма, иными словами, на те изменения, которые лежат за пределами нашей видимости. Итак, если растение приведено в состояние депрессии, то амплитуда сокращения будет иметь тенденцию к уменьшению. Если возбудимость растения увеличивается, то это проявится в возрастании амплитуды сокращения.

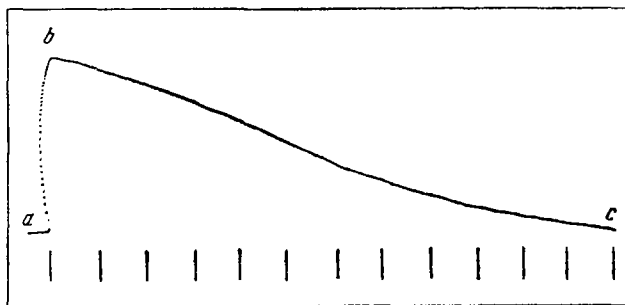


Рис. 2. Кривая ответа первичного листа *Mimosa*
Вертикальные линии «внизу» указывают на интервалы в 1 мин.

Однако амплитуда сокращений дает только общую характеристику физиологического состояния ткани. Имеется много факторов, воздействие которых не влияет на кривую ответа. Например, одно воздействие делает растение более настороженным. Это сразу же отразится на той части кривой, которая соответствует латентному периоду: он становится короче. Подъем кривой будет более крутым. Другое воздействие будет вызывать противоположные изменения. Различные воздействия смогут приводить к сходным определенным изменениям на сократительном и восстановительном отрезках кривой. Степень утомленности ткани, действие стимулирующих и угнетающих веществ, тепло и холод окружающей среды могут быть обнаружены путем характера изменения кривой ответа. Итак, с помощью приложенного раздражения мы способны заставить само растение сообщать нам о тех неясных внутренних изменениях, которые иначе полностью ускользнули бы от нас.

В самом деле, фитографические записи снабжают нас всей той информацией о растении, что и миограммы о животной ткани. Однако трудности опыта, с которыми мы столкнулись при изучении растительных объектов, очень велики. В случае мышечного сокращения развивается чрезвычайно сильное напряжение, и трение, получаемое от соприкосновения с пишущей поверхностью, не представляет существенного затруднения, хотя и здесь важно

учитывать соотношение периодов кривой во времени. У меня есть основания думать, что воспроизведение этих соотношений довольно ненадежно из-за трения. В случае растительных объектов сократительное движение сравнительно слабо, так, например, движение листовой пластинки *Desmodium* можно уравновесить грузом в 0,04 г. Если использовать даже очень легкий балансир, то и тогда чрезвычайно слабое трение, вызванное закопченной стеклянной поверхностью регистрирующей пластинки, достаточно для остановки записи. Даже для листа *Mimosa* полученного трения достаточно, чтобы исказить кривую до таких огромных размеров, что ошибки, вносимые в величину амплитуды и временную характеристику периодов кривой, превысят 50%. Эти трудности были успешно преодолены моим резонирующим саморегистратором, описание которого будет объектом следующей главы.

В ы в о д ы

Невидимые изменения внутреннего состояния растения, наступающие в результате изменения факторов внешней среды, могут быть обнаружены регистрацией ответной реакции растения на приложенное раздражение.

Физиологическую активность растительной ткани в данный момент можно измерить соотношением между величиной приложенного раздражения и интенсивностью ответа.

Автоматическую запись механического и электрического ответов можно получить на приспособленных для этих целей приборах.

Для регистрации механического ответа у *Mimosa* и других чувствительных растений ^[9] используется определенным образом сконструированный писчик. Искажение записи, вызванное трением, ведет к ошибкам, которые необходимо ликвидировать.

Глава II

РЕЗОНИРУЮЩИЙ РЕГИСТРАТОР

Преимущества прерывистого контакта при регистрации — Два типа аппаратов: колеблющийся регистратор и резонирующий регистратор — Зуммер и вибратор — Точная настройка — Регистраторы со стандартной частотой — Пластина и часовой механизм — Хронограмма самой записи — Пластина с законченной поверхностью и ее фиксация — Регулировка писчика — Записи с постоянным и прерывистым контактами

В предыдущей главе указывалось на то, что даже легкий контакт с гладкой стеклянной записывающей поверхностью ведет либо к прекращению записи, либо к серьезным искажениям из-за трения, а следовательно, к ошибкам. До тех пор, пока я использовал обычный метод постоянного контакта пишущей точки со стеклянной поверхностью, невозможно было преодолеть эту трудность. Наконец, мне пришло в голову, что решить эту проблему можно заменой постоянного контакта на прерывистый. Для этого я сконструировал два разных типа приборов, которые соответственно назвал: колеблющийся регистратор и резонирующий регистратор. В первом приборе с помощью электромагнитного устройства сама записывающая поверхность колебалась, то соприкасаясь с пишущей точкой, то отделяясь от нее ¹. Этот прибор очень удобен для обычной регистрации ответной реакции, при которой нет необходимости измерять чрезвычайно короткие интервалы времени.

Однако существует много важных проблем, таких, как определение латентного периода и точное определение скорости проведения возбуждения, для которых требуется измерять время порядка 0,01 сек. Оказалось, что эти измерения можно произвести с большой точностью с помощью самих прерывающихся точек, если периодичность их повторения представляет всегда постоянную величину. Для этих целей нам потребовалась частота прерывания контактов, достигающая до ста раз в секунду.

Ясно, что тяжелую пластинку невозможно заставить колебаться с такой высокой частотой. Оставался единственный выход — заставить пишущую

¹ B o s e. British Association Report. Dublin, 1908, p. 903.

точку качаться с требуемой частотой и таким образом осуществить необходимый прерывистый контакт с записывающей поверхностью.

Преимущества такой прерывистости можно понять на конкретном примере. Вспомним, что пишущая точка при опускании движется параллельно поверхности регистрирующей пластинки. Если при этом заставить пишущую точку колебаться с частотой, допустим, 10 раз в секунду, под прямым углом к пластинке, то мы получим запись не сплошной линией, а пунктиром. В записи не будет дефектов, неразрывно связанных с трением при постоянном контакте. Вместо этого мы будем иметь практически свободный от трения колеблющийся писчик, отстукивающий запись. Нужно учесть, что в нашем конкретном случае записывающая точка, вибрирующая 10 раз в секунду, совершает одно полное колебание в 0,1 сек. Длительность контакта конца писчика с пластинкой составит лишь небольшую часть, скажем, одну пятую полного периода одного колебания. Следовательно, после каждого контакта, продолжающегося $\frac{1}{50}$ сек., регистрирующая точка может абсолютно свободно двигаться вслед за движением листа. Если длительность регистрации равна 1 сек., то общее количество времени соприкосновения будет составлять $\frac{1}{5}$, а период полной свободы — $\frac{4}{5}$ сек. Таким образом, ясны преимущества прерывистого контакта перед постоянным. Все, что было сказано относительно колебаний с частотой 10 раз в секунду, в равной степени остается в силе для случая с более высокой частотой колебаний.

Одна из трудностей, с которой мы столкнулись при выполнении этой идеи, состояла в том, как дать регистрирующей точке импульс, точно перпендикулярный к направлению его движения при записи. Если писчик сделать из тонкой стальной проволоки и поместить позади него маленький электромагнит так, чтобы полюс сердечника из прямоугольного куска мягкого железа был расположен под прямым углом к проволоке, то при пропускании мгновенного сильного тока через этот электромагнит он притянет проволоку, которая сделает мгновенную отметку на пластинке. Поскольку приходится использовать чрезвычайно тонкую проволоку, чтобы свести к минимуму инерцию регистратора, то сила притяжения проволоки будет мала, если только не пропускать через обмотку электромагнита очень сильный ток. Кроме того, если периодические замыкания электрической цепи не будут происходить через совершенно равные промежутки времени, писчик может подвергнуться притяжению магнита во время своего пути к пластинке или от нее. В последнем случае вибрация писчика, от которой зависят периодические контакты, полностью нарушится.

Однако самое серьезное затруднение было связано с неравномерностью электромагнитного поля. Известно, что интенсивность магнитного поля на полюсе магнита сильнее по краям. Если проволока писчика расположена точно симметрично относительно правого и левого краев полюса, две боковые силы будут равны и будут нейтрализовать друг друга. Но если ее поместить немного ближе к одному краю, то она будет притягиваться в одну

сторону сильнее, и писчик будет отклоняться в сторону не вследствие движения листа. Если даже в начале опыта стрелка была помещена в точно симметричном положении, движения писчика, вызванные возбуждением листа, могут привести его в асимметричное положение, в результате чего может исказиться запись.

Резонирующий регистратор

Из сказанного ясно, что абсолютно необходимо устранить боковое смещение писчика, вызванное электромагнитом. Я смог достигнуть этого, сделав полюс электромагнита в форме цилиндра или кольца. Ось, на которой укреплен стрелка писчика, помещается точно перпендикулярно плоскости кругового сечения середины магнитного поля. Таким образом, все устанавливается симметрично, и поскольку тенденция к боковому смещению отсутствует, то и стрелка при своем движении не отклоняется от направления, перпендикулярного плоскости полюса магнита. Так как эту плоскость можно поместить параллельно плоскости стеклянной записывающей поверхности, то, следовательно, и стрелку писчика можно заставить двигаться перпендикулярно к этой плоскости.

Далее, чтобы преодолеть затруднения, связанные с нерегулярностью действия электрических импульсов, которые приводят стрелку писчика в состояние периодической вибрации, я сконструировал резонирующий регистратор. Если нам известна естественная частота вибрации стрелки регистратора и если с помощью какого-то механизма мы сможем периодически посылать ток на электромагнит с постоянной частотой, то периодические магнитные толчки будут точно синхронизированы с естественными колебаниями стрелки. При такой точной настройке стрелка придет в состояние устойчивой и регулярной вибрации с определенной амплитудой. Для практического осуществления этой манипуляции нужна всего лишь длинная стальная пружинящая пластинка, которая во время вибрации будет периодически прерывать электромагнитную цепь в катушке вибратора. Сама пластинка при помощи обычного электромагнитного приспособления поддерживается в состоянии постоянной вибрации. Для удобства я буду называть этот пружинный прерыватель зуммером, а пишущую стрелку — вибрирующим писчиком, или вибратором. Сперва мы намеренно взяли слишком длинную пружину, чтобы естественная частота колебаний зуммера была меньше, чем у вибратора. К свободному концу пластинки зуммера присоединяется платиновая проволока, опущенная в чашку с ртутью, она замыкает электрическую цепь. Другой конец пластинки закреплен. Изменяя точку прикрепления, можно постепенно уменьшать длину вибрирующей части пластинки. Это приводит к постепенному увеличению частоты вибрации пружины прерывателя. Вскоре наступает момент, когда частота зуммера оказывается точно равной частоте вибратора. Вибратор, который до

этого был более или менее инертным, теперь, как и предполагалось, внезапно начинает вибрировать с большой амплитудой и очень регулярной и постоянной частотой. Для некоторых целей важно, чтобы стрелка писчика имела определенную частоту вибрации. Для наших исследований наиболее подходящими были частоты в 10, 20, 50, 100 и 200 колебаний в секунду.

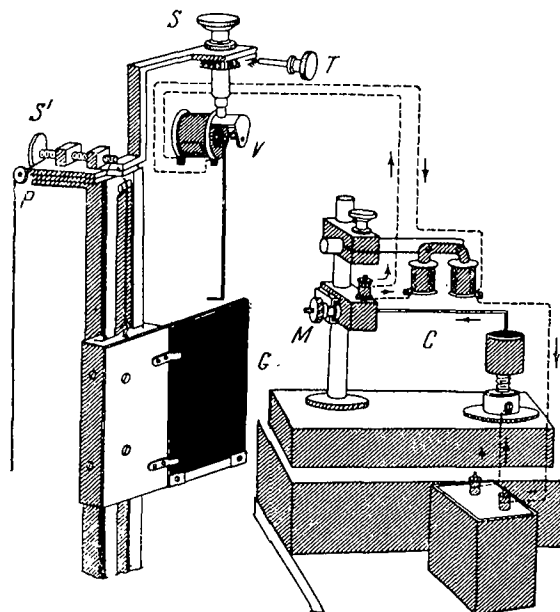


Рис. 3. Верхняя часть резонирующего регистратора (с фотографии)

Нить от часового механизма (на рисунке не показан) проходит через блок P и регулирует опускание записывающей пластинки; S' — винт для установки расстояния пишущей точки до пластинки; S — винт для вертикальной установки; T — тангенциальный винт для точной установки плоскости движения регистратора параллельно к записывающей поверхности; ось писчика поддерживается перпендикулярно к ней в центре круглого конца магнита; C — зуммер; M — микрометрический винт для установки длины зуммера; V — вбрызгивающий писчик; G — заклепывая стеклянная пластинка

Чтобы получить такие величины, вибрирующую пластинку предварительно калибруют при помощи частотомера или камертона со стандартной частотой. Далее, затратив много сил и терпения, мы сконструировали различные вибрирующие регистраторы с различными стандартными частотами колебаний. Для этого мы должны были подобрать тонкие стальные проволоки различного диаметра и разной длины. Для окончательной настройки проволоку

аккуратно подпиливали и расплющивали. Если подпилить конец проволоки вибратора, то частота возрастает, а если проволоку расплющить около точки ее прикрепления, то частота понизится. Если расплющить проволоку по всей длине, она будет вибрировать в определенной плоскости, в то время как необработанный конец будет вызывать эллиптические колебания. При низкой частоте вибрации, скажем, 10 колебаний в секунду, настройка вибратора и зуммера не очень сложна. Но когда частота высока, например 100 или 200 колебаний в секунду, весьма важна точная настройка. В зависимости от вариаций длины зуммера система может оказаться как идеально настроенной, так и совершенно бездействующей. Когда настройка близка к завершению, но не доведена до конца, мы наблюдаем биения. В этом случае на месте определенных точек в записи будут пропуски. Для точной регулировки длины зуммера я использовал микрометрический винт, с помощью которого можно выполнять наиболее тонкую регулировку длины.

Для периодического прерывания катушки зуммера и вибратора можно соединить последовательно, однако я обнаружил, что постоянные колебания гораздо легче получить, если катушка зуммера подключена к катушке вибратора параллельно. Чтобы поддерживать вибрации зуммера и вибратора, достаточно электродвижущая сила в 4 в.

Уяснив работу резонирующего писчика, перейдем к описанию всего аппарата, используемого для получения регистраций ответов у *Mimosa* и других чувствительных растений. Для этих целей необходимо устройство, которое будет поддерживать пластинку для записи и передвигать ее с определенной скоростью без рывков, а также часовой механизм, который будет приводить его в движение. Помимо этого нужны некоторые специальные приспособления, позволяющие установить пишущую точку на нужном расстоянии от пластинки. Необходимо также, чтобы движение писчика при ответе было абсолютно параллельным поверхности пластинки, и расстояние конца писчика до пластинки могло бы подвергаться тонкой регулировке. Более того, должна быть возможной установка этой пишущей точки в любом месте относительно поверхности пластинки. Далее я продолжу описание устройств, с помощью которых были выполнены все эти условия. Некоторые из них показаны на рис. 3, на котором изображена лишь верхняя часть резонирующего регистратора.

Пластинка и часовой механизм

Штатив из бронзы, верхняя часть которого имеет треугольное сечение, установлен на большом диске из того же металла, привинченном к еще большому деревянному основанию. Держатель, несущий пластинку для записи, передвигается вверх и вниз по верхней части штатива. Пластинка должна быть тщательно прилажена, чтобы держатель мог опускаться мягко и равномерно, без всяких рывков. Для достижения этого я иногда прикреплял держатель к колесикам и давал ему возможность скользить вниз по вертикаль-

ным рельсам. При опускании держателя с пластинкой разворачивается пружина часового механизма или мотора фонографа, что позволяет установить требуемую скорость. Для записи удобна пластинка размером 11×8 см, поскольку она не слишком велика для книжных иллюстраций. Поддерживающая пластинку нить через блок соединяется с колесиком часов. Это колесико снабжено устройством, которое позволяет ему наматывать нить без помех для движения оси часов. Вращение колесика справа налево приводит к поднятию пластинки. Затем пускают часовой механизм, и пластинка начинает равномерно опускаться.

Для различных записей оказались необходимыми такие скорости, при которых полная длина пластинки — 11 см — проходила против пишущей точки за 0,5 сек., 6 сек., 15 мин., 1 час и 3 часа. Первые две скорости были получены с помощью мотора фонографа с использованием двух колесиков различной величины. Последние три были получены прикреплением трех колесиков различной величины к оси минутной стрелки часов. При таких малых скоростях движение пластинки было с самого начала очень равномерным, но в первых двух случаях до установления постоянной скорости проходило значительное время, эквивалентное, по крайней мере, прохождению четвертой части пластинки. Но при наличии отметок времени, сопровождавших запись, такое постоянство скорости не было абсолютно необходимым, так как отметки времени дают нам возможность вывести временные соотношения в кривой.

Я могу здесь дать некоторые практические указания относительно подготовки стекла для записи и последующего его фиксирования. Чтобы получить ровный слой копоти на пластинке, ее передвигают над газовой горелкой с плоским пламенем; отложение копоти увеличится, если предварительно газ пропускать через сосуд, содержащий небольшое количество бензина. После того как запись сделана, ее фиксируют, аккуратно поливая разбавленным раствором канадского бальзама в ксилоле. После этого легко воспроизвести эту запись с помощью контактной печати на фотобумаге.

Регулировка писчика

Иногда приходится устанавливать пишущую точку несколько раз на одно и то же место, чтобы сделать ряд параллельно сравнимых записей. Это достигается с помощью зубчатой рейки и шестерни, которые позволяют устанавливать на нужную высоту платформу с растением. Если опустить платформу, черешок, соединенный с записывающим рычагом, потянет его вниз, и точка записи сместится влево. Если поднять платформу, то под действием противовеса, прикрепленного к другому плечу писчика, стрелка отклонится в противоположную сторону. Таким образом, записывающую точку можно установить в любое желаемое положение. Тот же результат

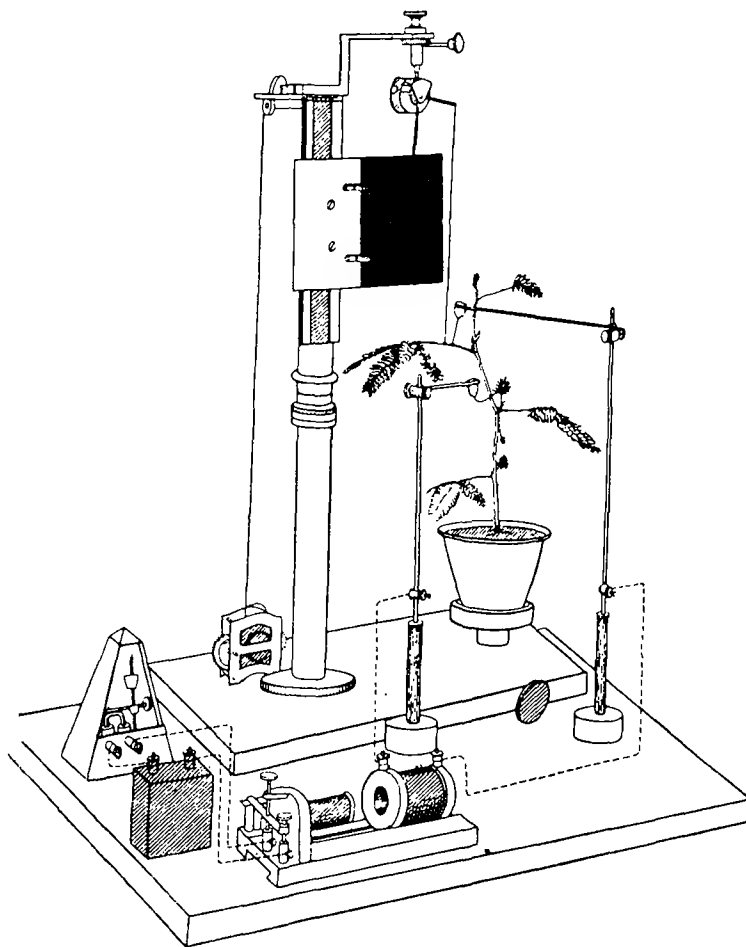


Рис. 4. Общий вид всего аппарата и электрической цепи, посредством которой можно наносить растению возбуждающий удар определенной продолжительности; продолжительность удара определяется метрономом, который замыкает электрическую цепь (с фотографии)

достигается с помощью микрометрического винта, которым можно поднимать или опускать держатель пищащей стрелки.

Другое приспособление, необходимое для установки пищащей точки около поверхности пластинки, но без соприкосновения с ней состоит в том,

чтобы стрелка, приведенная в состояние резонанса, могла отмечать прерывистую линию. В этом случае необходимая регулировка осуществляется с помощью микрометрического винта наверху инструмента. Благодаря этому писчик может приближаться или удаляться от поверхности пластинки. При малой скорости движения пластинки последовательные точки могут отстоять друг от друга так близко, что будут производить впечатление сплошной линии.

Более трудоемкая регулировка необходима для установления плоскости движения стрелки точно параллельно поверхности пластинки. Если это условие будет нарушено, пишущая точка с одной стороны, скажем, справа, будет слишком далеко отстоять от пластинки, в то время как с другой стороны, скажем, слева, она будет давить на пластинку и мешать ее свободному движению. Нам удалось преодолеть эту трудность, смонтировав вертикальный стержень, несущий писчик внутри трубки. С помощью тангенциального винта можно вызвать повороты вертикального стержня как слева направо, так и справа налево. Таким образом, плоскость движения пишущей стрелки устанавливается параллельно плоскости пластинки. Аппарат для получения ответных реакций у *Mimosa* полностью изображен на приведенной иллюстрации (рис. 4).

После того, как были разобраны некоторые подробности работы с резонирующим регистратором, неплохо привести две кривые, которые ясно показывают преимущества прерывистого контакта при записи перед постоянным (рис. 5). Здесь приводятся две последовательные записи, полученные на одном и том же листе при одинаковом электрическом раздражении. Пластинка для записи передвигалась с умеренной скоростью. Нижняя запись была получена при постоянном контакте, а верхняя — тем же регистратором, но в состоянии вибраций, дававшей прерывистый контакт. Частота вибраций была 10 раз в секунду. Раздражение давалось в момент, отмеченный вертикальной линией. Сравнение этих двух записей показывает, что из-за некоторой потери свободы, вызванной трением, при постоянном контакте латентный период, или интервал времени между началом раздражения и началом ответа, увеличен, амплитуда самого ответа сокращена. При прерывистом контакте имеется еще одно преимущество, заключающееся в том, что сама запись уже содержит отметки времени, так как точки наносятся через интервал в 0,1 сек.



Рис. 5. Преимущество прерывистого контакта перед непрерывным в получаемых записях

Далее мы должны рассмотреть практичность приборов для возбуждения тканей растения и совершенные методы раздражения, сила которых может быть как постоянной, так и варьировать точно определенным образом. Более того, нам придется осуществлять последовательное раздражение со следующей за ней записью ответной реакции как полностью автоматический процесс, так что экспериментатор сможет по существу избежать личного участия в получении записи. Это будет иметь то несравнимое достоинство, что в полученных результатах не будет элементов субъективной ошибки. Вопрос о действии различных форм раздражения будет рассмотрен в следующей главе.

В ы в о д ы

При записи ответных реакций растений возникают ошибки вследствие трения пишущей точки о поверхность регистрирующей пластинки.

Эти ошибки устраняются применением метода прерывистого контакта при записи вместо постоянного. Используя принцип резонанса, писчик заставляет вибрировать с определенной частотой. Запись состоит из серии точек, повторяющихся через определенные промежутки времени. Таким образом, сама запись является хронограммой.

Глава III

МЕТОДЫ РАЗДРАЖЕНИЯ

Разные методы раздражения растений: механические, химические, термические и электрические — Трудности, связанные с количественной характеристикой раздражения — Прямое и не прямое раздражение — Идеальные способы раздражения — Электротермическое раздражение — Раздражение постоянным током — Раздражение разрядом конденсатора — Неполаризующиеся электроды — Прямое, межэлектродное и внеэлектродное раздражение — Раздражение ударом индукционного тока — Действия замыкательного и размыкательного ударов — Возбуждение при тетанизирующем ударе

Различные раздражения приводят мышцы животных в состояние возбуждения и сокращения. Замечательно то, что те же раздражения вызывают в листовой подушечке *Mimosa* сходное состояние. При классификации различают следующие типы раздражения:

1. *Механическое.* Путем механического удара можно вызвать ответ мышцы животного. Подобно этому можно вызвать ответ и в листовой подушечке *Mimosa*. Укол или надрез также вызывают сокращение в обоих случаях.

2. *Химическое.* Найдено, что различные химические агенты вызывают возбуждение сократительной ткани как у животных, так и у растений [10]. Разбавленная соляная кислота или аммиак вызывают возбуждение как в мышце, так и в подушечке.

3. *Термическое.* Наложение горячей проволоки вызывает сокращение в обоих случаях.

4. *Электрическое.* С помощью индукционного тока мышцу можно привести в состояние возбуждения. Подобным образом и листовую подушечку у *Mimosa* можно привести в состояние возбуждения. Показано, что и другие виды электрического раздражения, такие, как разряд конденсатора и постоянный ток, приводят также к возникновению возбуждения в животной ткани. В этой главе мы увидим, что и растительные ткани могут быть возбуждены подобными способами.

Во всех разобранных случаях раздражение может быть как прямым, так и непрямым. Возбуждение мышцы можно вызвать, прилагая различные

виды раздражителей, либо непосредственно к самой мышце, либо к нерву, подходящему к мышце. В последнем случае возбуждение идет по проводящему пути — нерву и, достигая мышцы, вызывает обычное сокращение после короткого и определенного интервала времени.

Подобно этому и для *Mimosa* можно получить прямое и не прямое возбуждение. Возбуждение будет прямым, если раздражение приложено к самой сократительной подушечке, и не прямым, когда раздражение приложено к черешку на некотором расстоянии от подушечки. Определенные ткани в черешке проводят возбуждение, которое, достигая подушечки, вызывает ответное сокращение после определенного интервала времени.

Обычно утверждают, что у *Mimosa* мы имеем дело не с истинным проведением возбуждения, но эта точка зрения неверна, что будет достаточно полно показано в последующих главах. Итак, подобно нервно-мышечному препарату животного мы имеем растительный образец, состоящий из черешка и листовой подушечки. В специальных опытах на животных не прямое возбуждение осуществлялось через нерв, а для растений — через проводящие пучки, расположенные в ткани черешка^[11].

Несмотря на то, что в нашем распоряжении для получения индивидуальных и изолированных ответных сокращений у *Mimosa* имеются разные способы раздражений, мы сталкиваемся с очень большой трудностью, когда хотим получить для количественного исследования серию однообразных возбуждений. Очевидно, что для этих целей нельзя применять химические способы раздражений. Основное возражение против использования механического раздражения состоит в том, что при этом способе обязательно будет происходить механическое смещение и тем самым искажаться запись.

Идеальный способ раздражения был бы тот, когда в следующих друг за другом опытах мы могли бы поддерживать одинаковую силу раздражения или определенным образом варьировать ее. Другая большая трудность, которую нужно преодолеть, заключается в предотвращении повреждений, вызванных самим раздражением. Приложение раздражения сверх критической силы вызывает угнетение и уничтожение возбудимости ткани.

В результате длительных исследований разных способов раздражения я нашел, что количественно можно измерить один вид термического и три вида электрического раздражения. Эти четыре вида раздражений будут подробнее описаны.

Электротермическое раздражение

Хотя прикосновение горячей проволоки к образцу и эффективно, это не та форма раздражения, которую можно применять в определенных количествах или повторять несколько раз подряд, так как даже при большой предосторожности возможно повреждение ткани.

Термический способ раздражения, однако, может быть воспроизведен при электрическом раздражении в виде выделения тепла. Вокруг черешка натягивается петля из тонкой платиновой проволоки, которая соединяется с электрической цепью тонкой серебряной проволокой (рис. 6). В цепь подключается метроном в качестве прерывателя, так что ток будет появляться в цепи через определенные отрезки времени, скажем, через один или неопределенное число ударов метронома. Это создает внезапный тепловой удар, достаточный, чтобы вызвать возбуждение. Таким образом, к ткани можно приложить следующие друг за другом раздражения. Путем изменения сопротивления, включенного в цепь, можно увеличить или уменьшить силу раздражения. При этом необходимо позаботиться о том, чтобы тепло, возникающее в платиновой петле, не вызывало ожогов или каких-то других повреждений ткани.

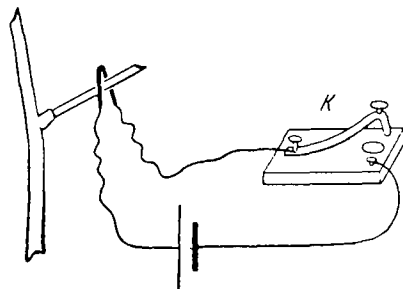


Рис. 6. Электротермический раздражитель для одинаковых раздражений

Для замыкания цепи на определенный отрезок времени на место ключа *K* помещается метроном

Я нашел, что избежать ожогов можно путем добавления капли воды в место контакта петли с тканью с последующим удалением излишков воды промокающей бумагой. Тонкая пленка воды охраняет ткань от ожогов.

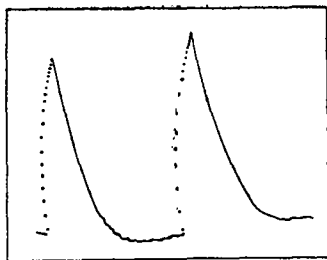


Рис. 7. Запись ответа *Mimosa* при непрямом тепловом раздражении

Наконец, совсем не обязателен тесный контакт платиновой проволоки с растением. Возбуждение возникнет, если платиновая проволока находится на близком расстоянии от растения. Практическое воспроизведение этой формы раздражения видно на рис. 7. На записи видны два последовательных возбуждения, полученных этим способом; наблюдается их полное сходство. Для некоторых исследований, связанных с электрическим ответом растений, важно было избежать электрической формы раздражения. Это требование хорошо осуществляется при термическом способе раздражения.

Можно также использовать и другой вид термического раздражения, правда, менее удобный, чем первый, — а именно тепловую радиацию. При прохождении электрического тока некоторые участки цепи могут давать излучение. Для этих целей удобна электрическая лампа Нернста. При накаливании она дает излучение постоянной интенсивности. Это излучение

состоит не только из световых лучей, но также из большой порции невидимых тепловых лучей. Возбуждающая способность последних более эффективна по сравнению со световыми лучами. Излучающая поверхность лампы Нернста помещается перед вогнутым металлическим зеркалом, с помощью которого лучи фокусируются на любую точку.

Раздражение постоянным током

Я обнаружил, что при действии постоянного тока у *Mimosa* и других чувствительных растений можно наблюдать эффект возбуждения. Характерной чертой действия постоянного тока является то, что процесс возбуждения возникает не во время прохождения тока, а только в момент его включения или выключения. Соответственно возбуждение возникает в точке входа — на аноде, а также в точке выхода тока — на катоде. Особая специфика

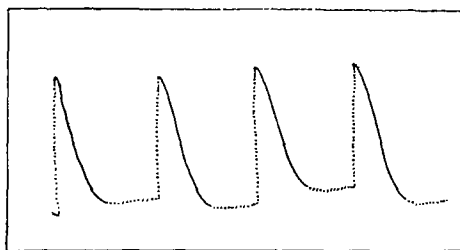


Рис. 8. Ответы на раздражение постоянным электрическим током

этого вида раздражения будет подробно описана в главе о полярном действии тока. Здесь необходимо отметить следующее: во всех разобранных случаях растительная ткань по существу ведет себя так же, как и животная ткань. Ряд записей, полученных при раздражении *Mimosa* постоянным током, показан на рис. 8.

Раздражение разрядом конденсатора

Еще один способ воздействия — это раздражение разрядом конденсатора. Конденсатор состоит из двух пластин — два листа оловянной фольги, разделенные изоляционным материалом, таким, как слюда или парафинированная бумага. Увеличивая эффективную площадь пластин, можно увеличить емкость конденсатора. На рис. 9 приведена запись ответа при этом способе раздражения. Добавляя пластины в конденсаторе, можно увеличить ЭДС заряда до величины, которая вызывает возбуждение. Эта величина зависит от возбудимости данного растительного образца. Было найдено, что

для возбуждения достаточен разряд конденсатора емкостью 0,5 мкф, заряженного под напряжением около 2 в. Специальный пружинный ключ, с помощью которого конденсатор заряжается или разряжается, обозначен на рис. 9 как *К*. Чтобы вызвать возбуждение, растение подключается в электрическую цепь. Если нажать на ключ, конденсатор будет заряжаться, и мгновенный заряжающий ток пройдет в одном направлении. Верхняя стрелка на схеме показывает направление этого заряжающего тока. Если ключ отпустить, он возвратится в исходное положение и разрядит конденсатор. Мгновенный ток разряда течет теперь в обратном направлении (рис. 9).

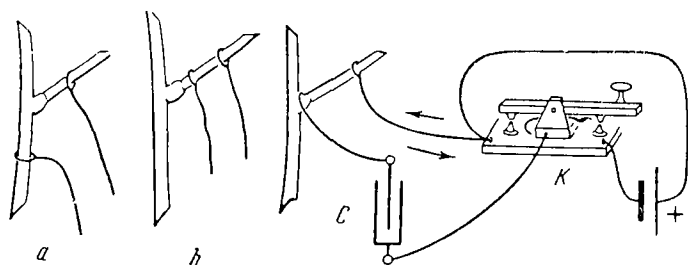


Рис. 9. Прямое раздражение разрядом конденсатора
C — конденсатор; *К* — ключ; *a* — межэлектродный и *b* — непрямой
 висэлектродный метод раздражения

Присоединение растения к электрической цепи показано на этом и других рисунках схематически двумя линиями. На практике эта связь осуществляется с помощью нитей, смоченных в разбавленном солевом растворе. В некоторых опытах было важно избежать осложнений, вызванных электрической поляризацией. В таких случаях присоединение растительной ткани к цепи желательно осуществлять с помощью неполяризующихся электродов. Такие неполяризующиеся электроды можно сделать из обычной U-образной трубки. Более короткая часть этой трубки заполняется каолиновой пастой, разведенной в нормальном солевом растворе. Смоченный в солевом растворе ватный фитилек торчит из каолина и осуществляет связь с тканью. Более длинную часть трубки заполняют раствором сульфата цинка, в который погружают цинковый стержень. Однако для обычных целей мы нашли более простое решение: узкая пробка, частично выдолбленная и залитая парафином, заполняется разбавленным соевым раствором. Для введения ватного фитиля прокалывают дно. Толстой серебряной проволокой, поверхность которой электролитически покрыта пленкой хлорида, прокалывают пробку и погружают проволоку в солевой раствор. Серебряная проволока образует один из двух электродов, а ватный фильтр осуществляет необходимую связь ткани с электрической цепью [12].

Связь объекта с электрической цепью можно осуществить двояко: первый способ, когда фитилек накладывается либо вблизи, либо на самую подушечку; другой способ состоит в том, что фитилек накладывается на черешок на некотором расстоянии от подушечки. В дальнейшем будет показано, что электрический ток, покидая ткань через подушечку в месте выхода, вызывает возбуждение. Таким образом, сделав подушечку местом выхода тока,

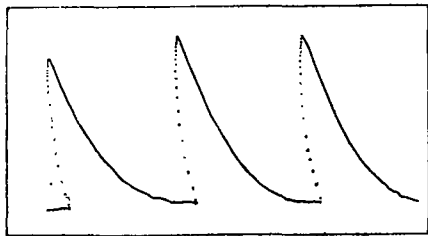


Рис. 10. Запись ответов при раздражении разрядом конденсатора

или катодом, мы вызываем прямое возбуждение. Листовую подушечку можно поместить между двумя электродами, тогда ток будет проходить через нее (рис. 9а). Это соединение можно обозначить как межэлектродное. В этом случае возбуждение диффундирует по всему пути почти мгновенно. Электроды можно расположить и на черешке на расстоянии, скажем, 1 см друг от друга и на умеренном расстоянии от подушечки. Я уже говорил, что вызванное таким образом в черешке

возбуждение проводится к листовой подушечке. Такое соединение можно обозначить как внеэлектродное (рис. 9).

Ниже дана серия записей ответов на раздражения, поступившие от разряда конденсатора (рис. 10). Растение обладало высокой возбудимостью, ответная реакция была вызвана разрядом в 0,1 микрофарады при заряде конденсатора в 0,3 в.

Раздражение индукционным током

Возбуждение можно вызвать одним или несколькими повторяющимися ударами индукционной катушки. На основании первых опытов у меня сложилось впечатление, что этот способ раздражения неприемлем для повторяющихся количественных опытов, так как растение становится нечувствительным вследствие утомления или повреждения, вызванных раздражением. Однако позже мне удалось выяснить, что трудность заключалась в использовании индукционного удара, сила которого превышала некоторую критическую величину. Я был введен в заблуждение господствующим убеждением о том, что возбудимость растений значительно ниже возбудимости животных тканей [13]. Поэтому я пользовался излишне высокой силой тока. Это вызывало утомление с последующей потерей чувствительности. В дальнейшем я установил, что чувствительность *Mimosa* к электрическому раздражению не ниже, чем чувствительность животных. Ниже будут приведены количественные результаты для подтверждения этого положения. Подбирая не очень большую силу раздражения, а также соблюдая надлежащий интервал для отдыха, я нашел, что индукционный удар как способ

раздражения отвечает всем необходимым требованиям. Кроме того, этот метод имеет большое преимущество, благодаря которому можно наносить последовательные раздражения как константные по силе, так и определенным образом увеличивающиеся.

Индукционная катушка состоит из первичной катушки с несколькими витками из толстой проволоки, обернутой вокруг сердечника из мягкого

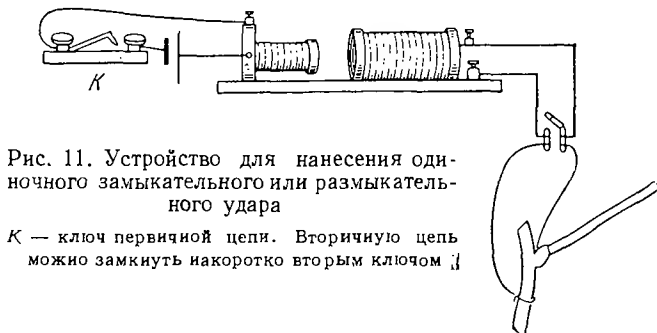


Рис. 11. Устройство для нанесения оди-
ночного замыкательного или размыкатель-
ного удара

К — ключ первичной цепи. Вторичную цепь
можно замкнуть накоротко вторым ключом

железа, т. е. она играет роль электромагнита, и из вторичной катушки с большим числом витков тонкой проволоки. Вторичная катушка при скольжении может приближаться или удаляться от первичной. При замыкании ключа в первичной катушке появляется ток, который мгновенно индуцирует ток во вторичной катушке. При размыкании ключа в первичной катушке прекращается ток, во вторичной мгновенно индуцируется размыкательный ток, направление которого противоположно направлению замыкательного тока. В результате большей внезапности размыкания сила размыкательного удара больше, а продолжительность меньше, чем у замыкательного удара. Сила как замыкательного, так и размыкательного удара может быть увеличена приближением вторичной катушки к первичной. Поддерживая расстояние между катушками постоянным, мы можем получать последовательные одинаковые удары как от замыкания, так и от размыкания.

Используя дополнительный, накоротко замыкающий ключ, мы можем подвергать ткань действию либо замыкательного, либо размыкательного удара. Когда этот ключ замкнут, ток от вторичной катушки отклоняется к лучше проводящей части, т. е. на сам ключ, так, что он практически не проходит через растительную ткань. Если мы хотим вызвать последовательные возбуждения только замыкательными ударами, то накоротко замыкающий ключ поднимается в тот момент, когда замыкают первичную цепь, и опускается, когда эту цепь размыкают. Для возбуждения размыкательным ударом накоротко замыкающий ключ опускается, когда первичная цепь замкнута, и поднимается, когда она разомкнута (рис. 11).

Действие замыкательного и размыкательного ударов

Хорошо известно, что одиночные индукционные удары, эффективные для быстро реагирующих скелетных мышц, едва вызывают сокращение медленно реагирующих гладких мышц. Принято считать, что растительная протоплазма столь же мало способна к возбуждению такими ударами, как и гладкая мускулатура животных. Если для быстро реагирующих скелетных мышц более эффективным является сильный и короткий размыкательный индукционный удар, то для медленно реагирующих гладких мышц показана большая эффективность замыкательного удара, менее интенсивного, но более длительного. Общепринятый взгляд на характер реакции растений от индукционного удара не является универсальным, это отчетливо видно из ответов листовой подушечки *Mimosa*. В данном случае, хотя бы в отношении одиночного индукционного удара, можно сказать, что ее ответная реакция скорее аналогична реакции скелетных мышц, чем гладких, так как можно найти такое расстояние между катушками, когда одиночный замыкательный удар не эффективен, а размыкательный удар эффективен. Для того, чтобы получить ответ на замыкательный удар, необходимо сблизить катушки, т. е. увеличить силу раздражения. Пара записей, данная в следующей главе (рис. 20, 21), показывает относительную неэффективность замыкательного удара по сравнению с размыкательным ударом.

Возбуждение при тетанизирующих ударах

Позже будет показано, что удары, индивидуально не способные вызвать ответ, становятся эффективными при повторном воздействии. Это дает возможность подвергать растение определенному числу относительно слабых замыкательных и размыкательных ударов. Преимущество этого способа раздражения состоит в том, что благодаря низкой интенсивности этих ударов намного уменьшается возможность повреждения ткани. Такие тетанизирующие удары можно получить с помощью автоматического прерывателя, включенного в цепь первичной катушки. Этот прерыватель состоит из стальной пружины, несущей на своем конце устройство из мягкого железа, которое притягивается полюсом электромагнита первичной катушки. Добавочная контактная пластинка касается пружины и замыкает первичную цепь. При замыкании цепи электромагнит намагничивается и притягивает контактную пластинку, в результате этого цепь размыкается и прерывается течение тока в первичной цепи. При этом размагничивается электромагнит, контактное устройство освобождается и пружиной быстро возвращается на место, восстанавливая цепь. При таком автоматическом замыкании и размыкании мы получаем чередующиеся индукционные токи во вторичной катушке.

Если мы хотим подвергнуть ткань воздействию этих ударов определенной длительности, то это можно сделать, включив в первичную цепь метроном, который во время одиночного удара замкнет цепь на определенное время. Скажем, если длительность замыкания цепи равна $\frac{1}{5}$ сек., а частота прерывателя — 50 раз в секунду, то число чередующихся двойных ударов равно 10.

Метод, гарантирующий еще более точную продолжительность тетанизирующего удара, будет описан в другой главе, где будут продемонстрированы и записи, полученные при этом способе раздражения. Вопрос о характере ответа мы рассмотрим подробно в последующих главах.

Выводы

Идеальным методом раздражения будет тот, при котором сила раздражения либо поддерживается на одном уровне, либо варьирует необходимым образом.

Если сила раздражения превышает некоторую критическую величину, ткань повреждается с последующим уменьшением или уничтожением возбудимости.

Одним из практических методов количественного раздражения является электротермическое раздражение, при котором растительная ткань подвергается внезапным определенным температурным раздражениям.

Действие постоянного тока также возбуждает растение.

Другой способ возбуждения — разряд конденсатора.

И, наконец, возбуждение растения можно вызвать одиночным или серией индукционных ударов. Как для скелетной мышцы животного, так и для листовой подушечки *Mimosa* размыкательный удар более эффективен, чем замыкательный.

Глава IV

ВРЕМЕННЫЕ СООТНОШЕНИЯ ОТВЕТНОГО ДВИЖЕНИЯ И СТАНДАРТИЗАЦИЯ РАЗДРАЖЕНИЙ

Латентный период у Mimosa — Время, необходимое для достижения максимального ответа — Скорость ответного движения листа — Влияние интенсивности раздражения, утомления и температуры — Периодический ответчик — Соотношение во времени ответа и восстановления — Влияние времени года — Ответ Biophytum — Ответ Neptunia — Произвольное различие между чувствительными и обыкновенными растениями — Дифференциальный ответ у Mimosa — Ответы обычных растений — Универсальная чувствительность растений — Стандартизация раздражителей — Максимальный и минимальный раздражители — Чрезвычайная чувствительность Mimosa

Как уже указывалось, листовая подушечка у *Mimosa* под влиянием мгновенного раздражения, например электрического удара, начинает ответное движение через определенный, очень короткий промежуток времени. После того, как лист полностью опустится, сокращенная подушечка медленно возвращается к первоначальному набухшему состоянию, с последующим выпрямлением листа. Таким образом, движение листа указывает на ответную реакцию от раздражения и на возвращение листовой подушечки к норме с прекращением раздражения. Этот единый процесс удобно разделить на три фазы.

Первая — между моментом раздражения и началом ответного движения существует короткий отрезок времени, когда само сокращение незаметно. Этот отрезок времени называют *латентным периодом*.

Вторая — после латентного периода лист начинает опускаться, вначале с увеличивающейся скоростью, затем движение затормаживается до полной остановки. Кривая записи достигает своей максимальной амплитуды, что соответствует максимальному опусканию листа. Период, необходимый для достижения этой максимальной точки, будем обозначать как *время, необходимое для достижения максимального ответа* [4]. Листовая подушечка после этого на короткое время остается в сокращенном состоянии.

Третья и последняя фаза наступает по прекращении действия раздражения, подушечка возвращается в исходное состояние и лист поднимается.

Процесс восстановления протекает гораздо медленнее процесса сокращения. В то время как на ответное опускание листа идет несколько секунд, подъем листа, или его возвращение к норме, требует несколько минут. Процесс возвращения вначале идет быстро, а в конце замедляется.

Количественные измерения этих различных фаз, как мы увидим, можно вывести из самой ответной кривой. Для этого необходимо измерить два параметра, а именно, протяженность пути и скорость движения. Амплитуда, или высота кривой дает величину количества движения. Увеличение или уменьшение записи определяется, как мы видим, соотношением между двумя элементами регистрирующего плеча балансира и длиной писчика и отношением расстояния от точки прикрепления листа до подушечки к общей длине листа.

В записи, представленной на рис. 12, длина вибрационного писчика 10 см, нить, связанная с листом, прикрепляется к плечу балансира на расстоянии 5 см от точки опоры. Следовательно, запись делается с двухкратным увеличением. Длина реагирующего листа 9 см. Нить прикреплена к черешку на расстоянии 3 см от подушечки. Следовательно, ответное движение этой точки черешка уменьшает движение верхушки листа до $\frac{1}{3}$. Итак, мы наблюдаем уменьшение записи в три раза в результате выбора точки прикрепления пишущего устройства к черешку и увеличение вдвое за счет писчика. В данном случае полученная запись воспроизводит фактическое движение верхушки листа, уменьшенное до $\frac{2}{3}$.

Что касается измерений времени ответного движения, то мы видим, что последовательные точки на кривой сами отмечают интервал времени. Когда необходимо измерить короткие интервалы времени, скажем, порядка 0,1 сек., то используют резонирующий вибратор, точно настроенный на 10 двойных колебаний в секунду. Последовательные точки кривой будут тогда отдалены друг от друга интервалом в 0,1 сек.

Для точного определения первых двух фаз ответного движения, характеризующихся короткими промежутками времени, а именно, латентного периода и времени, необходимого для достижения максимума ответа, пластинке, на которой происходит запись, необходимо придать большую скорость. Но для определения временных отношений в процессе восстановления, который длится несколько минут, эта пластинка должна передвигаться относительно медленно.

Ниже я привожу типичную запись (рис. 12), которая демонстрирует первые две фазы. Как уже объяснялось, данная запись уменьшена до $\frac{2}{3}$.

Латентный период. Отметим, что существует короткий интервал между моментами приложения раздражения, изображенного вертикальной линией, и началом ответа. Видно, что движение листа начинается, когда заканчивается интервал 0,1 сек. Для более точного определения латентного периода запись должна вестись на быстро передвигающейся пластинке. Детальное описание будет дано в следующей главе, где мы покажем, что средняя

величина латентного периода равна приблизительно 0,1 сек. Так же будет отмечено, что хотя для данного экземпляра величина латентного периода является постоянной, она немного варьирует у разных образцов. Она так же изменяется при изменении физиологических условий, вызванных температурой, утомлением и влиянием времени года.

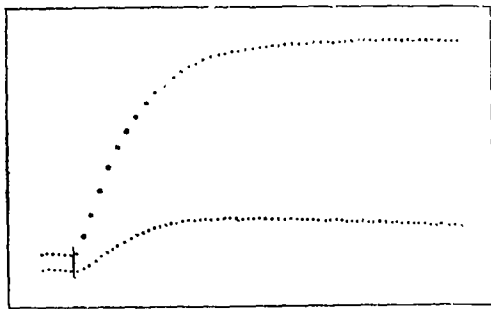


Рис. 12. Записи, выявляющие время, необходимое для достижения максимального ответа у *Mimosa*.

Нижняя запись — ответ на раздражение, равное одной, а верхняя — на раздражение, равное четырем единицам

Время, необходимое для достижения максимального ответа. На верхней кривой рис. 12 видно, что максимальное ответное опускание листа происходит около 12-й точки. Следовательно, в этом случае время, потраченное на достижение максимума ответа, равно 2 сек. Что касается ответного опускания, то расположение следующих одна за другой точек, каждая из которых наносится через 0,1 сек., хорошо показывает, как в начале опускания листа скорость движения возрастает, а затем снижается.

Максимум ответа обычно достигается через 0,5 сек. после

раздражения. Истинная скорость опускания листа здесь равна 40 мм/сек. Скорость ответного опускания можно изменить разными способами.

1. С усилением раздражения скорость возрастает. Это хорошо видно на рис. 12, где нижняя запись сделана при силе раздражения, равной 1, а верхняя — 4. Небольшой наклон нижней кривой и более крутой подъем верхней ясно демонстрируют увеличение скорости и силы ответного движения при более сильном раздражении. Более того, кривые показывают, что интенсивность ответного движения возрастает при более сильном раздражении.

2. В условиях утомления при постоянной величине раздражения скорость ответного опускания листа относительно падает. В некоторых опытах, где максимальная скорость опускания неутомленного листа составляла 30 мм/сек, в условиях утомления она уменьшалась до 20 мм/сек. В другом случае скорость опускания неутомленного листа равнялась 50 мм/сек, а в условиях выраженного утомления падала до 8 мм/сек.

3. Температура также изменяет скорость ответного движения. Так, у данного растения максимальная скорость опускания листа при относительно низкой температуре — 22°C равнялась 10 мм/сек и возрастала до 105 мм/сек при 25°C и до 115 мм/сек при 31°C.

Листовая подушечка после опускания листа в течение короткого промежутка времени оставалась в состоянии более или менее стойкого сокращения. Это изображено на рис. 12 горизонтальным отрезком кривой.

Период восстановления. Так как этот период длится относительно долго, то его регистрация должна вестись на медленно движущейся пластинке. Следовательно, единица измерения времени должна быть относительно продолжительной. Если последовательные точки будут наноситься с обычной скоростью — 10 точек в секунду, то они сольются в одну линию. Поэтому я смонтировал устройство, с помощью которого последовательные точки в восстановительной части кривой наносились на таком расстоянии, которое позволяло избежать их слияния. Удобный для этих целей интервал — 5 или 10 сек.

Устройство для нанесения точек с интервалом, скажем, в 10 сек. состоит из часового механизма, который через определенные промежутки времени прерывает ток, приводящий в движение колеблющийся регистратор. Легкая шестеренка прикрепляется к оси стрелки, и в течение одного полного поворота, который длится, скажем, минуту, зубцы шесть раз замыкают пружинный ключ с интервалом в 10 сек. (рис. 13). Лишь в короткие интервалы, когда ключ нажат, т. е. цепь замкнута, писчик отмечает точки. Следует напомнить, что каждая точка есть результат чередования ударов, записанных колеблющимся регистратором 10 раз в секунду. Но так как пластинка движется медленно, то эти точки сливаются в одну большую точку. Пройдет 10 сек., прежде чем следующее замыкание ключа отметит другую большую точку, а в этот интервал пластинка продвинется на некоторое расстояние. С помощью второго ключа, замыкающего цепь накоротку, можно прервать работу часового механизма. Используя этот ключ, мы получим обычную серию точек с интервалом в 0,1 сек. Заметим, если запись ведется вибратором, действующим с интервалом в 10 сек., то получается очень большой промежуток между точками в записи, поскольку до достижения максимального сокращения проходят 2 сек. Поэтому, чтобы получить на восходящем

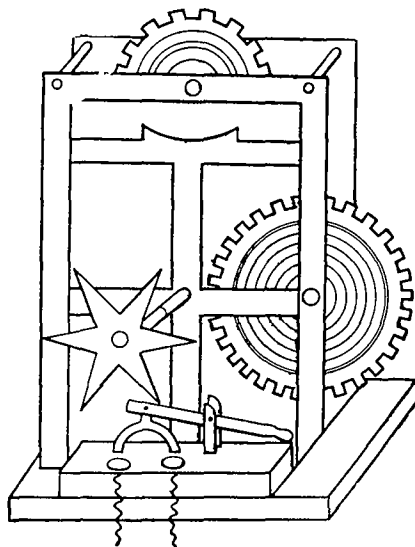


Рис. 13. Часовой механизм для отметки точек:

Колесико с шестью зубцами периодически замыкает электрическую цепь

участке кривой запись с более или менее подходящим интервалом между точками, необходимо, чтобы вибратор делал отметки через 0,1 сек. Для этого в начале опыта коротким замыканием прерывают работу часового механизма. Как только достигнута верхняя точка кривой, устраняется короткое замыкание и запись возвращения листа к исходному положению уже состоит из точек с интервалом в 10 сек.

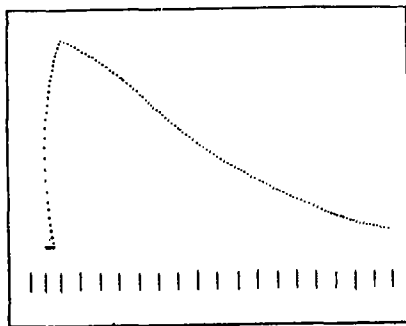


Рис. 14. Ответ *Mimosa*

Последовательные точки на участке сокращения наносятся с интервалом в $\frac{1}{10}$ сек., а на участке восстановления — через 10 сек. Вертикальные метки внизу указывают на интервалы в 1 мин.

На рис. 14 дана запись ответа, полученного таким образом и уменьшенного до $\frac{2}{3}$. На рисунке видно, что период восстановления практически занимает 16 мин. Таким образом, для полного сокращения листовой подушечки нужно всего лишь 3 сек., в то время как для возвращения к исходному состоянию требуется 16 мин. В дальнейшем мы увидим, что скорость восстановления более высокая вначале и понижается к концу. В табл. 1 представлены соотношения во времени разных фаз ответа и восстановления.

Теперь мы можем коротко подвести итог последовательности событий у типичного представителя *Mimosa*, который в летнее время подвергается раздражению умеренной силы. Ответ не наступает немедленно, существует латентный период в 0,1 сек. После этого начинается ответное движение и некоторое время продолжается с возрастающей скоростью; максимум сокращения наступает через 3 сек. после нанесения раздражения. Листовая подушечка в течение короткого периода времени остается в состоянии сокращения. Затем начинается восстановление. Скорость восстановления вначале сравнительно велика и сильно уменьшается к концу. В противоположность максимальной скорости сокращения, которая равна 24 мм/сек, максимальная скорость восстановления равна 0,09 мм/сек. Таким образом, процесс восста-

Таблица 1

Соотношения во времени разных фаз ответа и восстановления
листа *Mimosa*

Период сокращения	3 сек
» восстановления	16 мин
Максимальная скорость сократительного движения	24 мм/сек.
Максимальная скорость восстановительного движения	0,09 »
Средняя скорость сократительного движения	15 »
Средняя скорость восстановительного движения	0,045 »

новления листа проходит в 300 раз медленнее процесса сокращения. Восстановление заканчивается примерно через 16 мин.

Обычно более сильное раздражение требует более длительного промежутка времени для восстановления. При этом необходимо учитывать влияние времени года. Зимой, когда растение находится в состоянии депрессии, соответственно изменяются и фазы ответа. Возбудимость ткани понижается. Сила раздражения, эффективная летом, становится неэффективной зимой. Поэтому, чтобы вызвать ответ, необходимо использовать гораздо более сильное раздражение. Латентный период удлиняется, амплитуда ответа уменьшается, и, наконец, зимой обычно очень сильно затягивается период восстановления. Летом некоторым сильным растениям для восстановления требуется лишь 8 мин. Зимой этот период удлиняется до 25 мин. и более. В очень суровые зимы ответ может быть полностью подавлен [16].

До сих пор я разбирал детали ответных реакций у *Mimosa*. В дополнение к этому можно взять и другие растения, у которых возбудительная реакция может быть или очень быстрой, или чрезвычайно медленной.

Ответ *Biophytum*.— Я даю (рис. 15) запись ответа листовой пластинки *Biophytum*, как пример относительно быстрой реакции. Здесь максимальное опускание листа происходит в течение секунды после раздражения. Восстановление заканчивается в течение только 3 мин.

Ответ *Neptunia*. В противоположность быстрой реакции у *Biophytum* я могу привести очень медленное движение первичного листа у *Neptunia oleracea*. На рис. 16 дана запись ее ответа при раздражении индукционным ударом умеренной силы. Часовой прерыватель смонтирован так, что точки в период сокращения следуют одна за другой с интервалом полминуты, а в период восстановления — с интервалом минута. Видно, что максимальное

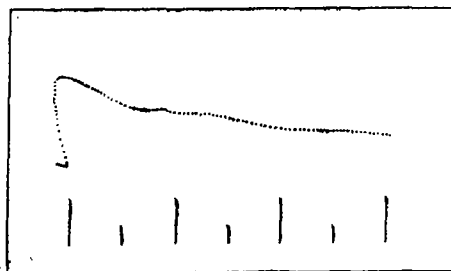


Рис. 15. Запись ответа листовой пластинки *Biophytum*
Вертикальные метки указывают на интервалы в 0,5 мин.

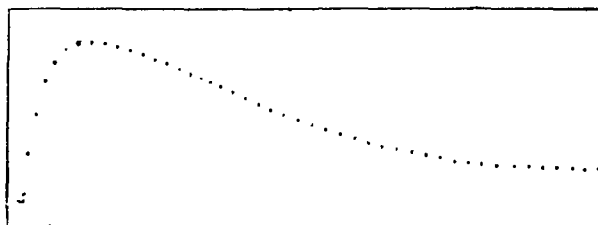


Рис. 16. Ответ листа *Neptunia*
Последовательные точки на участке сокращения наносятся с интервалом в 0,5 мин., а на участке восстановления — через 2 мин.

опускание листа происходит через 3 мин. после раздражения, а восстановление на этой записи не заканчивается полностью даже через 40 мин. Оно закончилось по прошествии еще 20 мин., так что весь процесс восстановления занял 1 час. Время, необходимое для достижения максимума

Таблица 2

Время, необходимое для достижения максимума сокращения,
и периоды восстановления у разных растений

Вид	Время, необходимое для максимума сокращения, сек.	Время, необходимое для восстановления, мин.
<i>Biophytum sensitivum</i> . .	1	3
<i>Mimosa pudica</i>	3	16
<i>Neptunia oleracea</i>	180	60

сокращения, можно укоротить приложением более сильного раздражения, но тогда намного удлиняется период восстановления. В табл. 2 приведены различия скорости реакций этих чувствительных растений.

ПРОИЗВОЛЬНОЕ РАЗЛИЧИЕ МЕЖДУ ЧУВСТВИТЕЛЬНЫМИ И ОБЫКНОВЕННЫМИ РАСТЕНИЯМИ

Здесь можно коротко рассмотреть произвольное различие, которое проводят между так называемыми чувствительными и обыкновенными растениями. Предполагают, что у *Mimosa* только нижняя половина листовой подушечки обладает чувствительностью; однако это неточное утверждение. При локальном наложении раздражения можно наблюдать, как верхняя

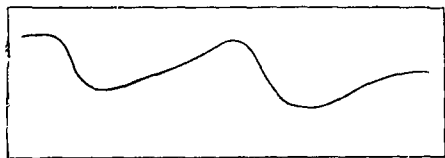


Рис. 17. «Подъем» ответа (соответствующий снижению кривой) получается при местном раздражении верхней половины листовой подушечки *Mimosa*

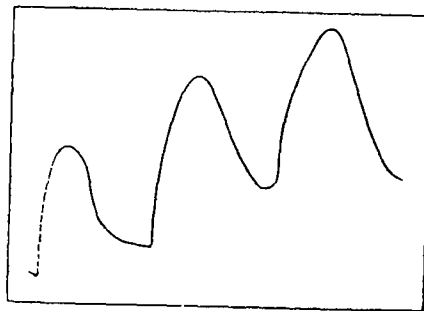


Рис. 18. Серия ответов листа *Desmodium gyrans* при электрическом раздражении

половина также подвергается слабому сокращению, вызывающему движение листа вверх.

Локализацию раздражения можно получить с помощью электротермического раздражителя. Раздражение средней силы, приложенное к верхней половине подушечки, вызывает выпрямление листа. Солнечный свет является другим практическим методом локального раздражения. На верхнюю половину подушечки можно отбросить тонкий луч света; при этом наблюдается выпрямление или «подъем» ответа. На рис. 17 представлены два таких ответа, полученных при действии солнечного света в течение 2 мин. Период восстановления в данном случае длился 13 мин.

Если к верхней половине подушечки приложить сильное и продолжительное раздражение, то возникшее возбуждение передается через подушечку к более чувствительной нижней половине. При таких обстоятельствах лист не поднимается, а опускается за счет более сильного сокращения нижней половины подушечки. Таким образом, любая форма диффузного раздражения [16], приводящая к ответу у *Mimosa*, достигается за счет раз-

личной возбудимости верхней и нижней половин подушечки. Мы также должны помнить, что эти легкие сокращения подушечек сильно увеличиваются в листе *Mimosa* за счет большой величины черешкового показателя. В растениях имеется ряд органов типа листовой подушечки, чьи ответные движения проходят незамеченными. У *Desmodium gyrans* есть две заметные подушечки: первичная подушечка находится в месте соединения черешка со стеблем, вторичная — в месте соединения черешка с верхушечной листовой пластинкой. На первый взгляд кажется, что первичная подушечка не чувствительна. Но, прикрепляя первичный черешок *Desmodium* к пишущему рычагу, я получил серию ответов на очень слабые электрические удары. Это показано на рис. 18. В этом частном случае восстановление практически заканчивалось через 15 мин. При диффузном раздражении другие подушечки также проявляют возбуждение разной степени. Так, верхушечная листовая пластинка бобового растения (*Vicia Faba*) обнаруживает ответное движение вниз, но период восстановления сильно затянут во времени. Но мы знаем, что восстановление у *Neptunia* — тоже очень медленный процесс.

Ответное движение у *Mimosa* обусловлено, как мы указывали, неравной возбудимостью верхней и нижней половин подушечки. Состояние тургора изменяет возбудимость ткани. У *Mimosa* наблюдаются периодические изменения сравнительного уровня тургора двух половин подушечки. За счет этого дифференциальная возбудимость, от которой зависит двигательный ответ *Mimosa*, подвергается большим изменениям. Поэтому в определенные часы дня чувствительность растения полностью исчезает. Более того, в главе VII я покажу, что лист *Mimosa* становится нечувствительным, когда его подушечка всасывает избыток воды. Таким образом, механическое движение чувствительного растения, на котором строится допущение, что «обыкновенные» растения не чувствительны, покоится на очень ненадежной основе.

При использовании подходящих приспособлений можно продемонстрировать ответное движение и у обычных растений. В радиально-симметричных органах диффузное раздражение вызывает одинаковые сокращения по всем направлениям, и они как бы уравнивают друг друга. Следовательно, здесь не может иметь место боковое движение, зависящее от дифференциального сокращения. Но если мы возьмем полый трубчатый орган некоторых обычных растений, например стебелек бледно-желтого нарцисса, ясно, что защищенная внутренняя сторона трубки должна быть более чувствительна. Если вырезать из нее спиральную полосу и раздражать электрическим ударом, то можно наблюдать ответное *скручивание*, которое обусловлено наибольшим сокращением внутренней стороны полосы. Этот ответ максимален в наиболее благоприятное для растения время года. Со смертью растения исчезает и его ответная реакция.

Видно, что деление растений на чувствительные и нечувствительные не оправдано. Более того, применяя электрический способ исследования,

я показал, что каждое растение и каждый орган растения обладают чувствительностью и на раздражение отвечают определенными электрическими изменениями [17].

До сих пор мы рассматривали, однако, очень расплывчато вопрос о силе индукционного удара, вызывающего ответную реакцию растения. Мы наблюдали, что при замыкании и размыкании первичной катушки во вторичной индуцируется мгновенный ток. Сила индукционного тока, используемого для данного удара, зависит, во-первых от интенсивности первичного тока, во-вторых, от внезапности, с которой замыкается и размыкается первичный ток, и, наконец, от относительного расстояния между катушками. Сила тока может быть поддержана на одном уровне, если мы будем всегда пользоваться одним источником тока, скажем, 4-вольтным аккумулятором. Так как размыкание тока завершается более быстро, чем замыкание, то размыкательный удар, как мы видели, более интенсивен, чем замыкательный. Следовательно, растение можно возбуждать одиночным замыкательным ударом или одиночным размыкательным ударом, или сдвоенным замыкательным и размыкательным ударами, или последовательными замыкательными и размыкательными ударами определенной продолжительности, согласно особым требованиям эксперимента.

Как уже было показано, силу удара можно увеличить приближением вторичной катушки к первичной. При большом расстоянии между ними сила удара очень слаба, тогда как при самом близком расстоянии сила его максимальна. Чтобы отмечать расстояние между катушками, можно использовать шкалу, и тогда, всякий раз помещая вторичную катушку на ту же самую точку шкалы, мы можем гарантировать получение удара одной и той же силы; или, передвигая вторичную катушку вдоль шкалы по направлению к первичной, мы можем получить увеличение силы раздражения. Однако нет прямой зависимости между расстоянием и силой: уменьшение расстояния между катушками непропорционально увеличению силы индукционного удара. Но это не исключает того, что сближение катушек сопровождается увеличением силы раздражения. Для того, чтобы получить некоторые количественные данные о силе раздражения, необходимо откалибровать шкалу.

СТАНДАРТИЗАЦИЯ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Подвергая растение индукционному удару, можно начать с очень слабой силы раздражения; раздвинув катушки на большое расстояние и постепенно сближая, можно увеличивать силу. Таким образом, мы можем по шкале определить значение первого эффективного стимула. Самую слабую, но эффективную силу раздражения мы назовем *минимальным* раздражителем. Если мы теперь продолжим увеличение силы раздражения, приближая вторичную катушку к первичной, мы обнаружим, что амплитуда ответа

прогрессивно возрастает, и, наконец, достигаем интенсивности, которая не повлечет за собой дальнейшего возрастания амплитуды ответа. Эту интенсивность мы назовем *максимальным* раздражителем. Если растение находится в легко возбудимом состоянии, то минимальная сила раздражения низка, а область между максимальной и минимальной силами раздражения сужается. Но если растение находится в менее благоприятном тоническом состоянии, то минимальный стимул относительно высок и область между максимальным и минимальным раздражителями расширяется.

Так как разные индукционные катушки обладают неодинаковыми константами, то величина силы раздражения, полученная по шкале, не является абсолютной. Тем не менее, при выполнении количественных исследований необходимо пользоваться определенными единицами измерения для выражения интенсивности раздражения. Более того, было бы хорошо выбрать эту единицу не совсем произвольно, а так, чтобы это значение имело более или менее универсальный характер. За такую единицу измерения интенсивности возбуждающего удара я принял едва заметное само по себе ощущение человека. Исследователь опускал по одному пальцу каждой руки и два желобка с солевым раствором, которые последовательно соединялись с опытной *Mimosa* и вторичной катушкой. Растительная ткань помещалась так, чтобы гарантировать идентичность тока, проходящего через экспериментатор и растение. Сопротивление, вызываемое растительной тканью, очень велико: при обычном способе соединения оно равнялось для *Mimosa* около полмиллиона ом. Вначале вторичная катушка помещалась на большом расстоянии от первичной. Затем включался прерыватель первичной катушки и постепенно придвигали вторичную катушку, пока исследователь не знавший положения катушек, не начинал ощущать удар. Эта манипуляция повторялась несколько раз для одного исследователя, и среднее, выведенное из разных, не сильно отличающихся друг от друга показаний, бралось за единицу измерения для этого исследователя. Такие наблюдения повторялись с десятью разными индивидуумами, и, наконец, среднее, выведенное из десяти показаний, бралось за единицу измерения силы удара; эта величина должна была служить стандартом.

Хотя эти показания нельзя рассматривать как абсолютные и неизменяющиеся, тем не менее в обычных условиях они очень определены и вполне удовлетворительны. Более того, это привело нас к общей идее, что сила раздражения, эффективная для растения, находится в выражении минимального стимула, способного пробудить ощущение человека. Соответственно этой единице измерения, полученной в данной позиции шкалы, мы калибруем другие участки шкалы. Таким образом, шкала калибруется, указывая интенсивности 0,1; 0,5; 1; 2; 3; 4; 5 и т. д. Калибровка выполняется баллистическим гальванометром. В последующих главах мы будем пользоваться этой практической единицей измерения, которая имеет определенное значение.

Разделяя ранее господствующее мнение, что чувствительность растений много слабее чувствительности животных, я был заметно удивлен, когда обнаружил, что сила индукционного удара, едва достаточная, чтобы вызвать ощущение у человека, совершенно достаточна, чтобы вызвать возбуждение в виде падения листа у *Mimosa* средней чувствительности. В самом деле, я нашел, что для высоковозбудимых образцов достаточно $1/10$ единицы интенсивности, чтобы вызвать возбуждение. Иными словами, таким обычным опытом можно доказать, что *Mimosa* в десять раз чувствительнее человека! Позже я приведу подробные измерения, касающиеся электрического способа раздражения, где будет показано, что чувствительность растений никоим образом не ниже, чем у животных.

Выводы

С увеличением силы раздражения возрастает величина ответного сокращения листа у *Mimosa*. При увеличении раздражения также возрастает и скорость сокращения.

Скорость ответного движения уменьшается при утомлении. В приведенном примере нормальная максимальная скорость сокращения 50 мм/сек при утомлении уменьшилась до 8 мм/сек.

Температура увеличивает скорость движения. Скорость, равная 10 мм/сек при 22°C, возрастает до 105 мм/сек, когда температура достигает 28°C.

Летом в типичном случае латентный период у *Mimosa* составляет 0,1 сек. Максимальное сокращение достигается через 3 сек., а восстановление заканчивается через 15 мин. Скорость восстановления относительно высока вначале и сильно падает к концу. Максимальная скорость восстановления 0,09 мм/сек, максимальная скорость сокращения — 24 мм/сек. Движение восстановления почти в 300 раз медленнее движения сокращения.

Вообще говоря, чем сильнее раздражение, тем продолжительнее период восстановления.

Зимой, в условиях физиологической депрессии, изменяются ответные реакции. Латентный период удлиняется, а амплитуда ответа уменьшается. Так же замедляется период восстановления.

У разных растений имеются разные характеристики ответа. *Biophytum sensitivum* является типичным представителем быстро реагирующих растений, в то время как реакции *Neptunia oleracea* очень замедлены. Время достижения максимального ответа у *Biophytum* составляет 1 сек., а восстановление заканчивается в 3 мин. У *Neptunia* время достижения максимального ответа составляет 180 сек., а восстановление заканчивается через 60 мин.

Механический ответ у *Mimosa* обусловлен разницей в сокращении верхней и нижней половин подушечки.

Выпрямление листа у *Mimosa* можно получить при локальном раздражении верхней половины подушечки.

Разделение растений на чувствительные и обыкновенные произвольно. В определенных условиях так называемые обыкновенные растения могут осуществлять моторную реакцию.

При помощи электрического ответа можно показать, что каждое растение и каждый орган растения обладают чувствительностью и отвечают на раздражение определенными электрическими изменениями.

Чувствительность у *Mimosa* к электрическому раздражению высока и даже превышает чувствительность человека.

Глава V

ЭФФЕКТ СУММАЦИИ; ВЛИЯНИЕ НАГРУЗКИ, ТЕМПЕРАТУРЫ И СИЛЫ РАЗДРАЖЕНИЯ

Большая возбуждательная эффективность размыкательного удара — Эффект суммации раздражения — Количественное сравнение эффектов суммации — Действие нагрузки — Измерение работы при разных нагрузках — Мощность — Термическая камера — Действие температуры — Влияние увеличения силы раздражения на ответную реакцию

Для возбуждения *Mimosa* индукционным током мы можем использовать как замыкательный, так и размыкательный удары. Было установлено, что размыкательный удар эффективнее замыкательного удара. Если постепенно приближать вторичную катушку к первичной, то возбуждение возникает раньше при размыкании. Теперь я продолжу объяснение этого положения с помощью опытных данных.

Для получения записи я использовал писчик с частотой вибрации 20 раз в секунду. Замыкание и размыкание первичного тока осуществлялось с помощью метронома. В первичную цепь подключался отметчик раздражения (рис. 19), который под записью ответа растения отмечал момент замыкания и размыкания тока. При замыкании писчик, прикрепленный к отметчику, чертит вертикальную линию вверх. Пока идет ток, писчик остается в верхнем положении и пишет горизонтальную линию (рис. 20). Отметим, что в момент замыкания писчик, благодаря собственной инерции, на мгновение поднимается над этим верхним положением. Следовательно, эта вертикальная линия, прочерченная толчком, всегда отмечает момент замыкания, а горизонтальная линия на высоком уровне — продолжительность протекания тока. При размыкании тока писчик моментально падает до исходного уровня. Таким образом, линия с прочерком вверх указывает момент приложения замыкательного удара, а падающая линия — приложение размыкательного удара. На двух прилагаемых рисунках даны записи, полученные при замыкательном и размыкательном ударах.

Большая эффективность размыкательного удара

В записи, представленной на рис. 20, вторичная катушка была помещена на отметку 0,75 единицы. Заметим, что на «закрывание» ответа не последовало, в то время как на «размыкание» ответ есть, он начинается через 0,1 сек. Эта задержка происходит из-за латентного периода. В следующем опыте с тем же растением катушка была передвинута на отметку 1. Мы видим (рис. 21), что здесь возбуждение возникает при «закрывании». Так, и в предыдущем опыте наблюдается сходная задержка в 0,1 сек. Таким образом, ответ растения на раздражение более слабой интенсивности — 0,75 единицы —

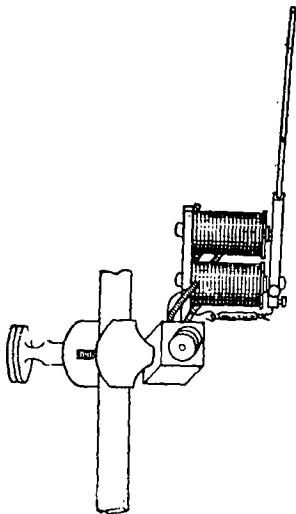


Рис. 19. Отметчик раздражения

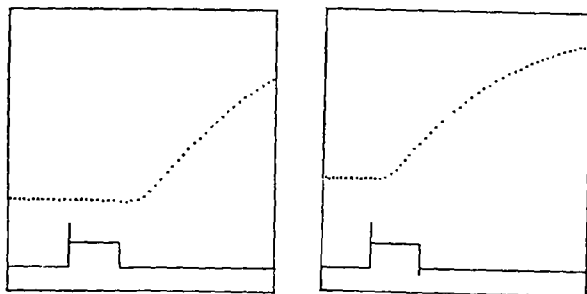


Рис. 20, 21. Записи, показывающие повышенную эффективность размыкательного удара

Частота колебаний регистратора равна 20. Отметка вверх показывает момент «закрывания», а вниз — момент «размыкания»

происходит только при «размыкании», а при большей интенсивности — 1 — единица можно вызвать ответ и на «закрывание».

Эффект суммаций при раздражении

В ткани животного одиночное раздражение, неэффективное само по себе, при повторении может вызвать ответ. Чтобы выяснить, относится ли это правило к растениям, я предпринял опыты, которые теперь опишу. Я нашёл, что у данного образца одиночный замыкательный и размыкательный удары, силой в 0,75 единицы, не могут вызвать возбуждения. Затем я поставил вторичную катушку на отметку 0,5, заставил пружинный прерыватель, включенный в первичную цепь, дать серию замыкательных и размыкатель-

ных ударов до тех пор, пока лист не ответил опусканием. Пружину прерывателя приспособили так, что он вибрировал 5 раз в секунду, число прерываний записывалось обычным способом внизу. Из записи, данной на рис. 22, видно, что замыкательные и размыкательные удары, которые поодиночке неэффективны, становятся эффективными при четырехкратном повторении.

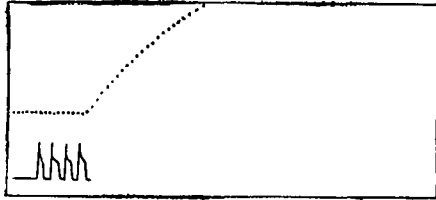


Рис. 22. Раздражитель силой 0,5 становится эффективным при четырехкратном повторении

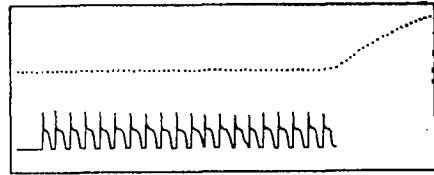


Рис. 23. Раздражитель силой 0,1 становится эффективным при двадцатикратном повторении

Далее, желая получить у того же самого растения эффект от раздражения еще меньшей силой, я установил вторичную катушку на отметку 0,1. Нужно помнить, что эта сила тетанизации составляет всего лишь $\frac{1}{10}$ от того, что воспринимает человек. Глядя на рис. 23, мы заметим, что даже эти очень слабые удары становятся эффективными, будучи повторены 20 раз.

При выполнении этого опыта я в общем ожидал, что слабое раздражение окажет действие, если его повторить некоторое количество раз. Но при этом я не ожидал получить таких строго количественных результатов, которые показаны в этих двух записях. Если эффект суммации носит строго аддитивный характер, тогда эффективное возбуждение должно быть равно отдельной интенсивности, умноженной на число повторений. На рис. 22 видно, что эффективное возбуждение равно $0,5 \times 4 = 2$. На второй записи (рис. 23), у того же растения видно, что оно равно $0,1 \times 20 = 2$. Другими словами, для эффективного возбуждения число суммирующихся раздражений находится в обратной зависимости от их силы. Это правило с некоторыми ограничениями подтверждается еще одним рядом результатов, полученных на другом образце, который оказался более возбудимым, чем первый.

Для того чтобы изменить условия опыта, я заставил пружинный прерыватель вибрировать 2 раза в секунду. Таким образом, здесь складывалось действие одиночных замыкательных и размыкательных ударов с интервалом в полсекунды вместо 1,5 сек., как это было в предыдущем случае. На рис. 24 приведена запись суммарного эффекта (сила раздражения — 0,5 единицы). Видно, что раздражения становятся эффективными при двукратном повторении.

Опыт был повторен снова с тем же растением, но сила раздражения была понижена до 0,2 единицы. Результаты, представленные на рис. 25, показывают, что раздражение должно быть повторено 5 раз, чтобы стать эффективным. В этом опыте мы еще раз убеждаемся в том, что эффект суммации носит строго количественный характер и что количество раздражения постоянно. При изменении интенсивности раздражения оно равно силе отдельного

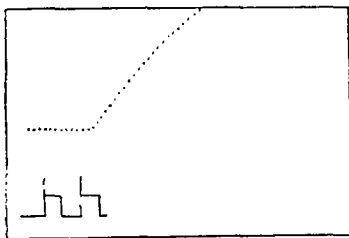


Рис. 24. Раздражитель силой 0,5 становится эффективным при двукратном повторении

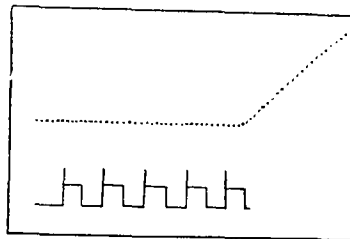


Рис. 25. Раздражитель силой 0,2 становится эффективным при пятикратном повторении

раздражения, умноженной на число повторений. В двух случаях, представленных здесь, мы имеем еще одно подтверждение этого количественного соотношения: $0,5 \times 2 = 0,2 \times 5 = \text{const.}$

Влияние нагрузки

При исследовании ответной реакции мышцы обнаружено, что кривая мышечного сокращения изменяется под действием нагрузки, которую она должна поднимать во время сокращения. С увеличением нагрузки высота ответа претерпевает прогрессивное уменьшение, а период восстановления укорачивается. Подобное явление наблюдается при сократительном ответе у *Mimosa*. При выполнении этого опыта груз помещался на плечо горизонтального балансира, противоположное тому, куда прикреплялся лист, и на разном расстоянии от точки опоры. Во время сократительного движения лист должен поднять этот вес. В первом опыте использовали ряд грузов порядка 100 мг. Во втором опыте вес увеличили до 500 мг, и, наконец, вес был доведен до 2000 мг. В целях сравнения все записи сделаны на одной пластинке. Вертикальные линии под диаграммой (рис. 26) — отметки времени, указывающие интервал в 1 мин. Видно, что высота записи при нагрузке в 100 мг, равная 41 мм, является наибольшей из трех. В этом случае восстановление заканчивается после 9 мин. Во втором случае, когда нагрузка 500 мг, высота записи равна 28 мм, а восстановление заканчивается через

6,5 мин. И, наконец, с грузом 2000 мг высота записи наименьшая — 13 мм, а восстановление заканчивается через 5 мин. Таким образом, видно, что действие нагрузки на сократительный ответ растения строго параллельно действию нагрузки на сократительный ответ мышцы животного.

Работа, выполняемая растением

Во время движения, вызванного возбуждением, двигательная ткань растений, так же, как и животных, способна выполнять работу. Показано, что влияние нагрузки на высоту и время ответа сходно в обоих случаях. В дальнейшем мы сможем изучить действие нагрузки на выполненную работу. Работа измеряется произведением поднятого веса на высоту подъема. С увеличением нагрузок W_1, W_2, W_3 и при соответствующих высотах подъема h_1, h_2, h_3 ответ мышцы в известных пределах имеет следующую зависимость: $W_1 h_1 < W_2 h_2 < W_3 h_3$; иными словами, с увеличением нагрузки и напряжения увеличивается выполненная работа.

Возвращаясь к действию увеличения нагрузки на ответную реакцию *Mimosa*, мы обнаружили, что для груза в 100 мг высота ответной реакции составляла 41 мм, следовательно, величина $W_1 h_1 = 4100$; при нагрузке 500 мг $W_2 h_2 = 500 \times 28 = 14\ 000$; и, наконец, при нагрузке 2000 мг $W_3 h_3 = 2000 \times 13 = 26\ 000$. Итак, оказалось, что при ответном сокращении как у животных, так и у растений наибольшее количество работы выполняется при наибольшей нагрузке и высоком напряжении.

Теперь мы сможем попытаться дать некоторое понятие абсолютного количества выполненной работы и мощности. Мы разберем случай, когда растение должно поднять груз весом в 2000 мг. Эти данные представлены на рис. 26. Видно, что груз поднимается на 12 мм, за это время отметчик оставляет 10 последовательных точек, каждая из которых наносится через 0,1 сек. За счет балансира запись увеличивается в 3 раза, следовательно, абсолютный подъем происходит на 4 мм. Поднимается груз в 2000 мг; вес листа 130 мг, и это помогает опусканию. Следовательно, действительно выполненная работа равна $(2000 - 130) \times 4$ мм·мг. Она заканчивается в течение секунды. Отсюда мощность равна 7480 мм·мг/сек.

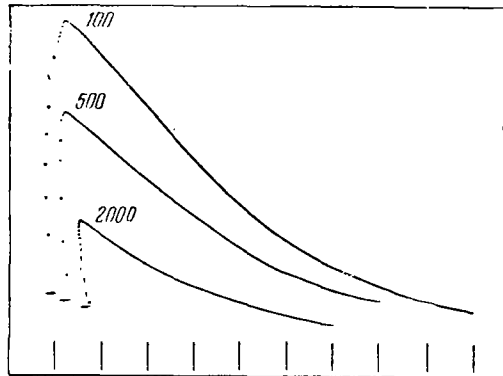


Рис. 26. Действие нагрузки

Три записи показывают ответы при разных нагрузках в 100, 500, 2000 мг

Влияние температуры

Наши следующие исследования касались влияния температуры на ответную реакцию растения. Для этого мы подвергали растение действию разных температур как низких, так и высоких. В связи с этим необходимо было найти способ для поддержания определенной температуры на постоянном уровне. Поэтому мы создали камеру, в которую можно было поместить растение и поддерживать там требуемые условия. Необходимо отметить, что при этих исследованиях нужно удовлетворить два противоположных требования: первое заключается в определенном снижении температуры камеры, а второе — в ее повышении по отношению к температуре окружающей среды.

Камера с растением имеет основание с прямоугольным покрытием. Это покрытие сделано из легких деревянных рамок, стороны которых закрыты листами слюды. Преимущества слюды — легкость, неломкость, непроводимость и прозрачность. Особенно необходима прозрачность, так как в камере чувствительность растения подвергается изменениям. Основание камеры состоит из двух половин с маленьким круглым отверстием посередине. Обе половины сдвигаются над верхней частью цветочного горшка, и образуют одно целое, соединяясь вместе посредством соответствующих зажимов. Итак, основание покоится на цветочном горшке, а через круглое отверстие проходит главный стебель растения. Основание образует пол термической камеры. В нем вырезаются желобки, в которые устанавливается деревянная рама. Таким образом, только верхняя часть растения помещается в камеру. Соединив рычаг нитями с отвечающим листом, верхнюю часть растения закрывают двумя скользящими кусками слюды с щелями для прохождения нитей. Имеются также две боковые трубки, одна — вблизи верхушки, другая — вблизи основания, для подачи внутрь камеры и вывода наружу струи холодного воздуха, если нужно понизить температуру камеры. Для повышения температуры используют электрическое нагревательное устройство.

Для охлаждения камеры необходимы, во-первых, подвешенный воздушный мешок, снабженный краном, и, во-вторых, змеевик из медных трубок, помещенный в коробку со льдом. С помощью резиновых трубок осуществляется ряд соединений: между краном воздушного мешка и одним концом медной трубки; между другим концом медной трубки и верхней трубкой термической камеры. Таким образом, открывая кран воздушного мешка, можно заставить струю холодного воздуха поступать в термическую камеру с разной скоростью. Итак, регулируя приток холодного воздуха, можно поддерживать постоянную низкую температуру; степень охлаждения будет зависеть от скорости протекания холодного воздуха. Внутри камеры помещается термометр, который показывает температуру.

Для повышения температуры используют электрическое устройство

Внутри прямоугольной рамы имеется спираль из мельхиоровой проволоки, концы ее выводятся наружу к двум клеммам. Через эту проволоку проводится электрический ток от внешней батареи, в цепь можно подключить разные сопротивления. Изменяя силу тока, можно увеличивать или уменьшать тепло, генерируемое внутри камеры: это достигается включением разных сопротивлений. Таким способом очень просто повысить температуру внутри камеры с растением на любую желаемую величину и поддерживать нужное время постоянство этой температуры.

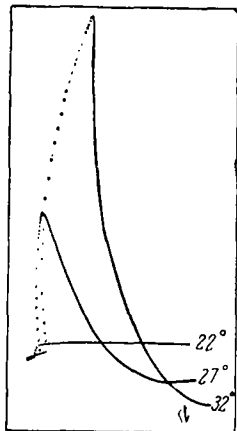


Рис. 27. Влияние температуры

С повышением температуры амплитуда ответа возрастает, а период восстановления укорачивается

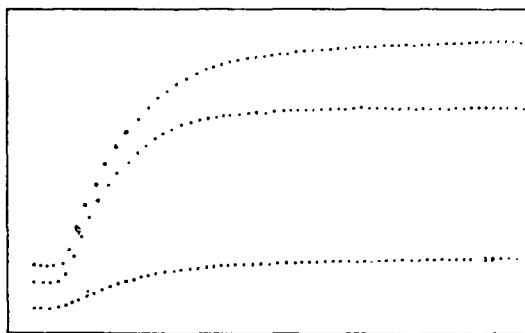


Рис. 28. Ответ, полученный при трех разных температурах на быстро двигающейся пластинке

Нижняя запись — при действии низкой, а верхняя — при действии высокой температуры; амплитуда ответа больше и кривая круче при высокой температуре

Температура комнаты во время опыта, который я здесь описываю, была: 27° С. Мне нужно было получить три записи, отличающиеся друг от друга интервалом в 5°. Для этого я понизил температуру камеры до 22° и получил первую запись этой серии. Далее, остановив приток холодного воздуха и открыв одно из боковых отверстий, я довел температуру камеры до 27° и после некоторого необходимого интервала времени получил вторую запись. Наконец, с помощью описанного электрического устройства повысил температуру камеры до 32° и получил третью запись этой серии. Напомню что во всех трех случаях использовалось раздражение постоянной силы — именно, две единицы.

На рис. 27 показаны ответы растения на идентичное раздражение при трех разных температурах. Видно, что при 22° высота ответа маленькая,

восстановление чрезвычайно длительное. При 27° мы получаем увеличение амплитуды ответа, скорость восстановления возрастает. При 32° высота ответа еще больше, скорость восстановления также увеличивается, это видно по крутизне кривой. На рис. 28 даны записи несколько другого типа, они получены на быстро движущейся пластинке и демонстрируют влияние температуры на амплитуду ответа. В последующих главах будет показано, что при увеличении температуры латентный период прогрессивно уменьшается.

Влияние силы раздражения на ответную реакцию

Обычно утверждают, что каждый эффективный раздражитель вызывает у *Mimosa* максимальный ответ. Что это не так, четко следует из тщательных записей, полученных с постепенным увеличением раздражения. На рис. 12 мы уже видели заметное увеличение ответа при увеличении силы

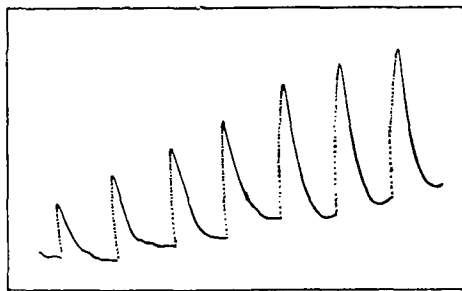


Рис. 29. Усиление ответа при увеличении силы раздражения

раздражения. В мышцах в небольших границах между минимальным и максимальным раздражениями существует увеличение амплитуды ответа при возрастании силы раздражения. Но это происходит до определенного предела, за которым не удастся получить дальнейшее увеличение амплитуды ответного сокращения, как бы ни возрастала сила раздражения.

Для того, чтобы показать подобное прогрессивное увеличение для ответной реакции *Mimosa*, я определил вначале минимальный раздражитель, который едва способен вызвать слабую ответную реакцию. Начиная от положения вторичной катушки, при котором получаем минимальное раздражение, я постепенно стал увеличивать силу, передвигая каждый раз вторичную катушку лишь на 5 мм в сторону первичной катушки. При каждом продвижении я получал соответствующую запись.

На рис. 29 представлена серия из семи таких записей. Как уже упоминалось, последовательные ответы были получены при слегка возрастающем

раздражении с интервалом 15 мин. Видно, как прогрессивно возрастает высота ответа. Это увеличение вначале заметно, но к концу мы наблюдаем приближение предела; так, разница между 6-м и 7-м ответами этой серии очень мала. После седьмого раза ответ не подвергается какому-либо дальнейшему увеличению.

Относительно растянутая область увеличения наблюдается у растений в субтоническом состоянии. Однако, если растение обладает высокой возбудимостью, то область увеличения пропорционально сокращается.

В ы в о д ы

Для возбуждения размыкательный удар эффективнее замыкательного. Раздражители, неэффективные в одиночку, становятся эффективными при повторении. Эффективность суммационного раздражения равна индивидуальной силе раздражения, помноженной на число повторений.

Влияние нагрузки на ответную реакцию *Mimosa* подобно влиянию нагрузки на сократительный ответ мышцы. С увеличением нагрузки высота ответа прогрессивно уменьшается, период восстановления укорачивается.

В определенных пределах количество работы, выполненное мышцей, возрастает с нагрузкой. Это же верно и для работы, выполненной листовой подушечкой *Mimosa*.

В данном конкретном случае мощность подушечки равна $7480 \text{ мм} \cdot \text{мг/сек}$.

Влияние повышенной температуры на ответную реакцию сопровождается увеличением амплитуды и укорочением периода восстановления.

У *Mimosa* увеличение силы раздражения вызывает увеличение амплитуды ответа, однако до определенного предела.

Глава VI

РАЗНЫЕ ТИПЫ ОТВЕТОВ

Необходимость однотипного раздражения — Периодический стартер — Автоматический возбудитель — Электролитический выключатель — Прибор для регистрации полного ответа — Фактор тоничности — Однотипные ответы — Утомление при сокращении периода отдыха — Растущее утомление — Чередующееся утомление — Ступенчатость ответа — Объяснение подъема листа при продолжительном раздражении — Ослабление утомления у растений и животных — Ответ при одиночном раздражении и при тетанизации

Теперь мы должны обратить внимание на некоторые изменения возбудимости растений, возникающие при смене внешних условий. Однако изменения возбудимости могут быть вызваны и последствием самого раздражения, даже если внешние условия остаются постоянными. Мы можем проследить эти вторичные внутренние изменения по характеру записи ответа.

Ясно, чтобы быть уверенным в существовании этих внутренних изменений, растение должно быть помещено в постоянные условия среды. Принять меры для поддержания постоянного уровня освещенности, температуры и т. д. не составляет трудности. Но мы также должны позаботиться о том, чтобы раздражение в последовательных опытах было абсолютно постоянно по силе. Эту проблему можно решить, разработав приспособление, с помощью которого можно производить автоматическую регистрацию через заранее определенные, точные промежутки времени. Нужно также заставить раздражители неизменной силы автоматически воздействовать на растения. В этих условиях любое изменение в записи будет обусловлено сдвигом возбудимости, вызванным последствием самого раздражения.

Не так легко поддерживать абсолютно постоянную силу раздражения с помощью одиночных замыкательного и размыкательного ударов, так как сила этих ударов подвержена изменению и зависит от степени внезапности, с которой произведен удар. Однако можно ожидать, что суммарная величина группы таких ударов будет почти постоянной. Следовательно, для этих целей тетанизирующие удары, полученные с помощью вибрирующего прерывателя, были бы предпочтительнее, поскольку продолжительность этих

ударов, зависящая от продолжительности прохождения тока в первичной цепи, можно поддерживать в различных опытах на одном уровне. Такое постоянство нельзя получить, если цепь будет замыкаться вручную или даже с помощью метронома. Следовательно, для этой цели необходимо приспособить специальное механическое устройство.

Далее, чтобы поддержать постоянство условий, необходимо сохранить полную идентичность периодов восстановления в каждой серии опытов. С этой целью раздражения должны прикладываться через заранее определенные, точные промежутки времени. Для полного устранения всех погрешностей, связанных с субъективным идеальным фактором, необходимо создать такие условия, при которых растение, соединенное с записывающей аппаратурой, могло бы само автоматически возбуждаться абсолютно постоянным раздражителем, само бы производило запись своего ответа, проходило бы период восстановления и снова вступало бы в тот же самый цикл без какого бы то ни было участия исследователя.

Эти требования полностью выполняются в приборах и приспособлениях, которые будут сейчас описаны. Они состоят из двух основных элементов, а именно — периодического стартера и автоматического возбудителя. Первым регулируется интервал времени между последовательными раздражениями, вторым прикладывается само раздражение определенной продолжительности.

Периодический стартер

У *Mimosa* период восстановления колеблется от 10 до 20 мин. в зависимости от времени года и состояния растения. Поэтому на практике нам нужно приспособление, позволяющее автоматически наносить раздражение через указанные интервалы времени. Поскольку для такой записи нужно,

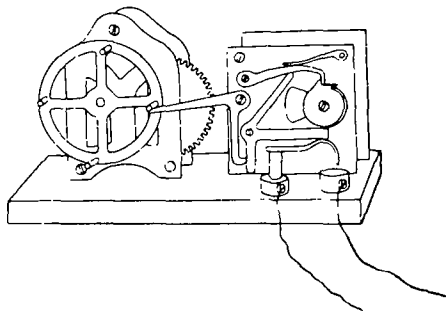


Рис. 30. Периодический стартер и автоматический возбудитель

чтобы пластинка двигалась медленно, держатель пластинки соединяют ниткой с колесиком, насаженным на ось минутной стрелки часового механизма. К той же самой оси привинчивают один из трех отдельных дисков, несущих либо 3, либо 4, либо 6 штырьков, равноотстоящих друг от друга. Во время одного полного оборота, который происходит в течение часа, эти штырьки будут сжимать и отпускать пружину через интервалы в 20, 15, 10 мин. в зависимости от необходимости (рис. 30).

Автоматический возбудитель

Если на определенный срок времени, скажем на 0,1 сек., замкнуть ток первичной индукционной катушки, которая связана с пружинным прерывателем, то число прерываний с последующими индукционными ударами будет также определенным. Особенно желательным было бы устройство, позволяющее периодическому starterу выключать ток на определенные интервалы времени, скажем на 0,1 сек. На первый взгляд может показаться, что добиться этого можно с помощью упомянутых уже вращающихся радиальных штырьков, но в этом случае период контакта был бы слишком долг — более 15 сек.

Такая продолжительная тетанизация, несомненно, вызовет утомление или даже повреждение ткани. В то же время замыкание цепи секундными стрелками, хотя и достаточно кратко, имеет серьезные недостатки, связанные с неравномерным движением стрелок, в результате чего продолжительность контакта будет неодинакова.

Я добился успеха, применив вращающийся диск, который прерывал прохождение тока на любой требуемый короткий промежуток времени. Для этого использовали мотор от фонографа, ось с диском которого могла совершать 1 оборот в секунду.

Этот диск обычно укреплялся неподвижно с помощью рычага отводки и мог начинать движение только в результате давления на него вращающихся штырьков периодического starterа. После совершения полного оборота он снова фиксировался и не освобождался, пока следующий штырек не станет на место через 10, 15 или 20 мин. в зависимости от необходимости. К диску также прикреплялся сектор, дуга которого составляла $\frac{1}{10}$ окружности. Во время вращения этот сектор давит на замыкающий ключ. Период замыкания составляет 0,1 сек. С увеличением или уменьшением этой дуги время замыкания, а вместе с этим и продолжительность тетанизирующих ударов, может соответственно изменяться. Необходимо, чтобы в момент освобождения сектор был на возможно большем расстоянии от замыкающего ключа. За время, необходимое для достижения ключа, сектор приобретает постоянную и определенную скорость. Таким образом, длительность периода замыкания и продолжительность ударов в последующих возбуждающих опытах будет одинаковой.

Надо остерегаться еще одного возможного источника изменений ответа. Электроды вторичной катушки соединяются с растением посредством смоченных нитей. При длительном опыте нити могут более или менее подсохнуть, отчего электрическое сопротивление увеличивается на неизвестную величину. В таких условиях сила возбуждающего тока может измениться. Это препятствие мы преодолели, применив приспособление для поддержания постоянной влажности нитей. Схематически это изображено на рис. 31. Приспособление для электролитических контактов состоит из двух маленьких камер, сделанных из пробки; верхняя наполнена очень слабым соевым раствором, на дне нижней камеры также имеется немного этого раствора. Изогнутый кусок серебряной проволоки, покрытый слоем хлорида, прикреплен к горизонтальному металлическому стержню, вставленному в обе камеры и погруженному в раствор верхней и нижней камер. Смоченная нить проходит через отверстие около дна верхней камеры, делает петлю вокруг того участка растения, куда желательно подвести ток, входит через отверстие наверху нижней камеры и погружается в солевой раствор. Несмотря на некоторое капиллярное движение жидкости в верхнюю камеру, нитка сохраняет постоянную влажность из-за медленного стекания раствора вниз. Ток от катушки подводится в двух местах при помощи двоянных петель, следовательно, сопротивление сокращается вдвое. Второй электрод катушки соединяется с другим участком растения таким же образом. Сопротивление растительной ткани относительно высоко, порядка миллиона ом. Сопротивление электролитических контактов не должно превышать нескольких тысяч ом. Поскольку сопротивление смоченных контактов относительно мало, то общее сопротивление цепи практически остается тем же самым, особенно, если мы примем меры против подсыхания смоченных нитей. Горизонтальный стержень, поддерживающий пробку, припаивается к трубке, которая может двигаться вверх и вниз по стержню штатива. Это приспособление дает возможность устанавливать электролитические контакты на нужном по отношению к растению уровне. Стержень изолируется эбонитом.

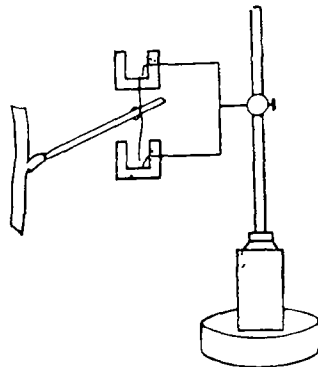


Рис. 31. Электрический контакт

Устранив таким образом все практические затруднения, я перейду к показу различных записей, полученных при этом способе периодического раздражения одинаковой силы. На рис. 32 дана фотография прибора со всеми дополнительными приспособлениями. Двойной регистратор изготовлен для получения двух записей одновременно.

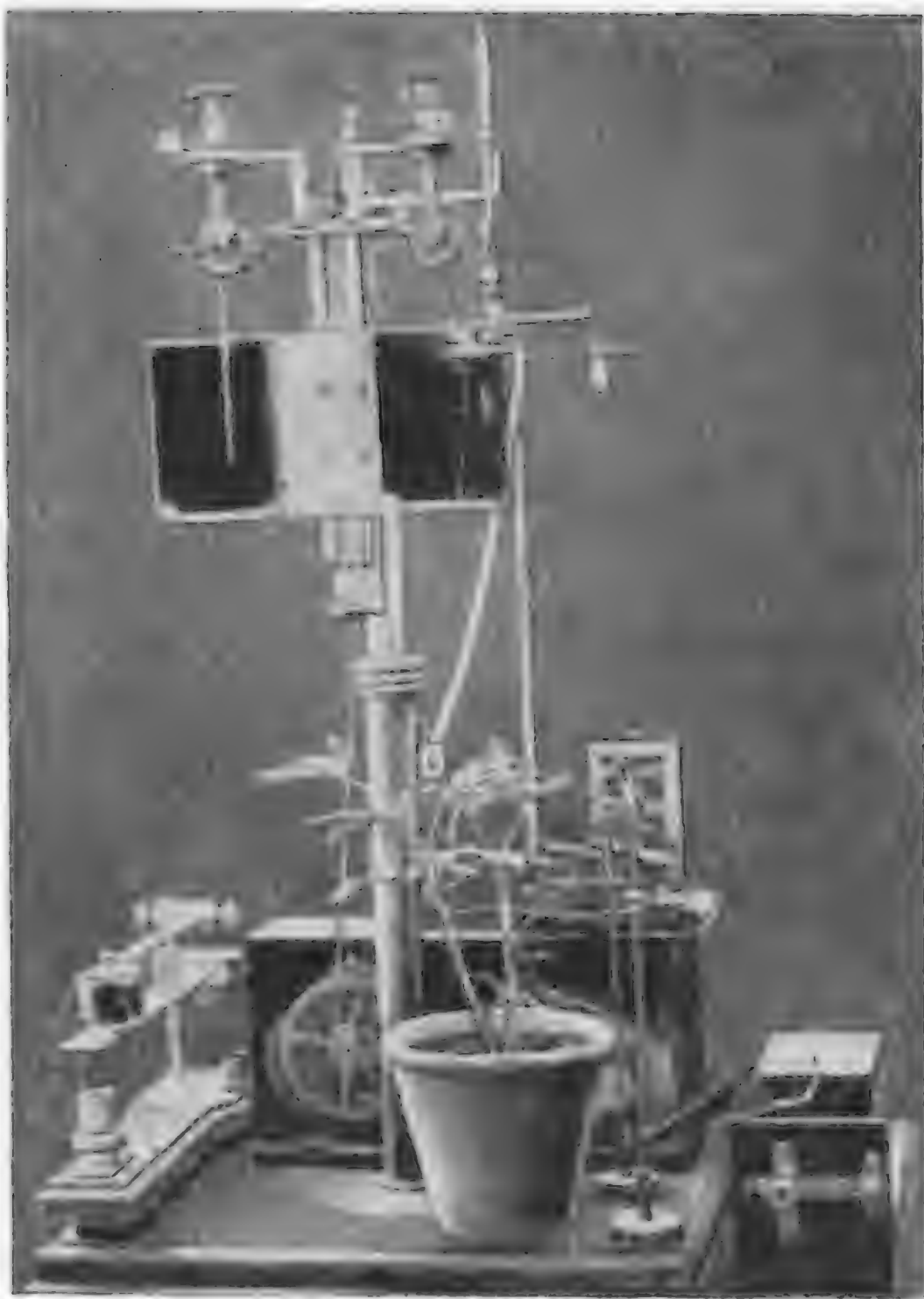


Рис.32. Фотография двойного резонирующего регистратора с растением и аппаратурой

Прежде чем перейти к детальному рассмотрению результатов опытов, замечу, что в начале этих исследований мое внимание привлекли кажущиеся различия в ответах, полученных при строго одинаковых условиях.

Длительные исследования, проводимые в разные времена года, привели меня к разгадке того, что на первый взгляд казалось таким странным. Очевидно, внешний ответ зависит от двух факторов — силы наносимого раздражения и способности самого растения к ответу. Легко заметить, что второй из этих факторов должен зависеть от степени возбудимости растения, или, другими словами, от его тонического состояния, которое, в свою очередь, зависит от условий окружающей среды. Таким образом, при неблагоприятных условиях растение может впадать в атоническое, или медлительное состояние. Погло-

щение энергии извне при любой форме раздражения повысит тоническое состояние растения с последующим повышением возбудимости.

Взяв растение в субтоническом состоянии, мы можем ожидать, что при наложении любого раздражения произойдет увеличение его возбудимости. Этот факт найдет свое выражение в возросшей амплитуде ответа. Увеличение возбудимости достигает предела, когда растение находится в оптимальном состоянии. После достижения этой кульминационной точки может наблюдаться обратное — уменьшение возбудимости, это состояние напоминает утомление.

Нужно помнить, что в природе в зависимости от условий окружающей среды растения могут находиться в любом из этих трех состояний. Одно растение может находиться в преоптимальном, или субтоническом, состоянии, другое — ближе к оптимальному состоянию, и это мы будем обозна-

чать как норму; третье может находиться в постоптимальном состоянии, предшествующем утомлению. Первое и третье из этих состояний может быть выявлено только при раздражении растения. Если растение находится в субтоническом состоянии, то с каждым ответом будет наблюдаться увеличение амплитуды; если в посттоническом состоянии — ее уменьшение.

Эти три состояния изменяют не только амплитуду ответа, но также соответствующим образом проявляются и в других аспектах протоплазматического возбуждения. Это мы увидим в главах — о *латентном периоде* и *проведении возбуждения*.

Однотипные ответы

Если взять растение, которое не является субтоническим и не достигло еще своего оптимума, и получить у такого растения серию ответов при одинаковом раздражении умеренной силы и при этом предоставить достаточно времени для полного восстановления, то мы получим однотипные ответы. Это может быть обозначено как характерный ответ растений в нормальных условиях.

На рис. 33 видна серия таких ответов, полученных с интервалами в 15 мин. Восходящие участки записи каждого ответа отмечены здесь точками. Это происходит из-за большой скорости опускания. Следующие друг за другом точки, отмеченные писчиком, вибрирующим 10 раз в секунду, расположены на довольно большом расстоянии друг от друга. Однако в процессе восстановления, или в нисходящем участке кривой, точки сливаются в сплошную линию, поскольку этот процесс медленный. При регистрации ответного опускания листа можно заметить изменения скорости движения. Сначала скорость возрастает, затем очень медленно снижается, и лист, достигнув своего апогея, на время остается неподвижным. Эти изменения скоростей опускания отражаются в возрастании, а затем в уменьшении интервалов между точками.

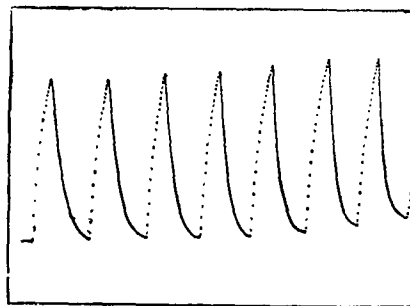


Рис. 33. Однотипные ответы *Mimosa*
Раздражение накладывается с интервалом
в 15 мин.

Утомление

Если сократить период покоя, необходимый для полного восстановления протоплазмы, то мы получим уменьшение высоты ответа, характерное для утомления. Это хорошо видно на рис. 34. Здесь первые три однотипных ответа зарегистрированы через интервалы в 15 мин., как уже говорилось,

при одинаковом раздражении. Далее интервалы между последовательными раздражениями были сокращены до 10 мин., что сразу привело к утомлению и уменьшению высоты ответов. Стоящие рядом вторые три ответа следуют с укороченным периодом восстановления. Время восстановления после

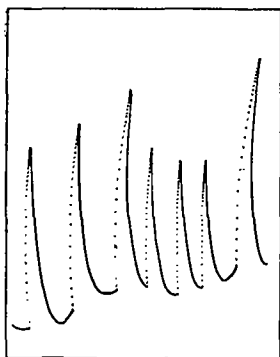


Рис. 34. Утомление при уменьшении периода отдыха

Первые три однотипных ответа получены с интервалом 15 мин. Вторые три — при уменьшении периода до 10 мин., наблюдается утомление. При возвращении к интервалу в 15 мин. на последней записи получаем увеличение

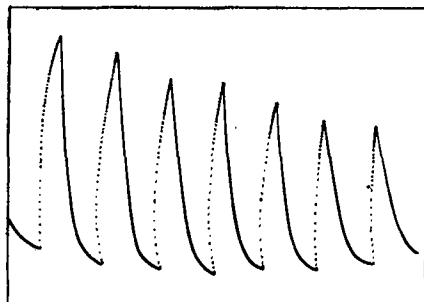


Рис. 35. Запись, показывающая возрастающее утомление у *Mimosa*

третьего из этих ответов снова увеличено до своей первоначальной величины — 15 мин., и мы видим, амплитуда ответа сразу же возрастает до первоначальной величины. Подобное проявление утомления наблюдается также в мышцах при уменьшении периода покоя.

При некоторых условиях мы получаем картину длительно развивающегося утомления. Мы видели, что если интенсивно возбуждать растение, то оно требует большего времени для полного протоплазматического восстановления. Образец, чьи ответы даны на рис. 35, находился в оптимальном состоянии. Максимальное возбуждение возникало здесь даже от умеренного раздражителя. Оказалось, что нормальный интервал в 15 мин., который в предыдущем случае достаточен для полного протоплазматического восстановления, здесь был недостаточен. Растущее утомление проявляется в уменьшении высоты последующих ответов.

Другим очень интересным типом ответов является чередующееся утомление. Так, если первый ответ очень велик, то второй соответственно мал, и такое чередование наблюдается в течение более или менее продолжительного времени (рис. 36). Однако после нескольких таких чередований ответы становятся однотипными. Объяснение этого любопытного явления может

быть получено при тщательном рассмотрении записей. Хорошее физиологическое состояние растения и его высокая возбудимость объясняют большую амплитуду первого ответа. Интенсивное возбуждение требует, как мы видели, соответственно большего времени для полного восстановления, чем при слабом возбуждении. В этом случае второе раздражение прикладывается к органу прежде, чем закончится обычный 15-минутный восстановительный период протоплазмы. Следствием этого является уменьшение возбудимости, что находит выражение во втором ответе. Так как возбуждение в этом случае было относительно слабым, восстановление происходит гораздо интенсивнее, чем в первом случае.

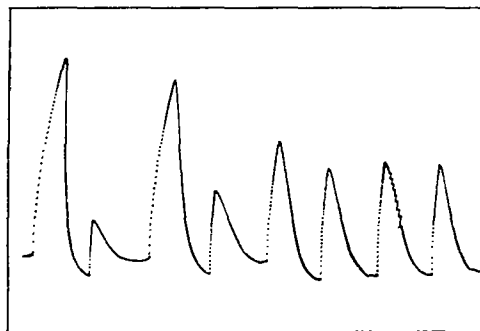


Рис. 36. Периодическое утомление
Чередующиеся здесь ответы проявляют тенденцию к однотипности

Поэтому третий ответ не такой энергичный, как первый, полученный от неустомленного органа, но больше второго. Однако, если возбуждение здесь было меньше первого, то и восстановление заканчивается раньше, и последующее утомление меньше, чем после первого ответа. Поэтому четвертый ответ мал, однако он больше второго.

Таким образом, в то время как первый, третий, т. е. нечетные ответы прогрессивно уменьшаются, четные ответы — второй и т. д. — возрастают. В целом имеется тенденция к исчезновению разницы между последующими ответами.

Этот процесс практически заканчивается к седьмому и восьмому ответам, после чего наблюдаются однотипные реакции.

Интересно отметить, что для двух последовательных пар ответов суммы высот ответных кривых одной пары почти равны сумме высот другой, а средние значения максимальной и минимальной высот ответных кривых почти неотличимы в последовательных сериях ответов. Это видно из табл. I.

В этом стремлении к однотипности ответа можно обнаружить постепенное приспособление органов к воздействующему на него раздражению. Часто таким путем можно получить однотипные ответы после предварительного периода вариации.

Иногда периодическая вариация ответа, наблюдавшаяся в разобранных выше опытах, проявляется еще более сложно. Это происходит в том случае, если увеличения и уменьшения амплитуд ответных кривых не просто чередуются, а объединяются в серию. При этом сначала ответ претерпевает,

Т а б л и ц а 1

Высота последовательных ответных кривых

Номер ответа	Высота ответной кривой, мм	Среднее для пары последовательных ответов, мм	Номер ответа	Высота ответной кривой, мм	Среднее для пары последовательных ответов, мм
1	30	19	5	18,5	18
2	8		6	17,5	
3	26	19,2	7	17,5	17,2
4	12,5		8	17	

например, положительное уменьшение на протяжении трех или более ответных реакций, а затем следуют ответы с возрастающей амплитудой. Такие серии чередований могут повторяться.

Ступенчатый ответ

Мы видели ответы, которые характерны для высоковозбудимых растений, у которых наблюдается возрастающее утомление. Взяв растение в противоположном, т. е. более или менее субтоническом состоянии, мы получим столь же характерный эффект, который является противоположностью ранее рассмотренному. В этом случае последовательные ответы претерпевают постепенное увеличение, или, если провести параллель с ответом мышцы, наблюдается так называемая ступенчатость [18] (рис. 37, 38). После достижения максимальной возбудимости при последовательных раздражениях обычно наступает спад кривой за счет утомления.

Прежде чем приступить к подробному описанию этого типа ответа, важно обсудить некоторые явления, характерные для относительно атонического состояния ткани. В нормальных условиях у растительного образца имеется определенная тоничность, сопровождаемая средней степенью сокращения. Растение, лишенное благоприятных влияний внешних раздражителей, становится субтоническим. Такая относительная атоничность характеризуется расслаблением или отсутствием нормального тонического сокращения. При действии последовательных раздражений тоническое состояние растения улучшается. Ослабление тонуса с последующим расслаблением постепенно уступает место лучшему тонусу с возрастанием тонического сокращения. Такое повышение тонуса можно получить при постепенном увеличении возбудимости. Постепенное улучшение тонического состояния при последовательных раздражениях часто отражается на записи двумя явлениями одновременно. Во-первых, растущий тонус выра-

жен перемещением линии основания вверх. Во-вторых, возрастание тонуса сказывается в увеличении амплитуды ответных кривых. Эти оба явления можно видеть на рис. 38. Как мы предполагали, у растения в субтоническом состоянии первое раздражение вызывает относительно слабый ответ. Но при последующих раздражениях тоническое состояние улучшается, это видно из того факта, что лист остается в слегка сокращенном состоянии по

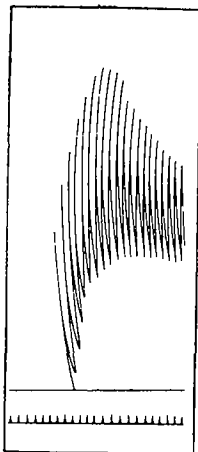


Рис. 37. Ступенчатость ответа, предшествующая утомлению в ответе мышцы лягушки (по Броди)

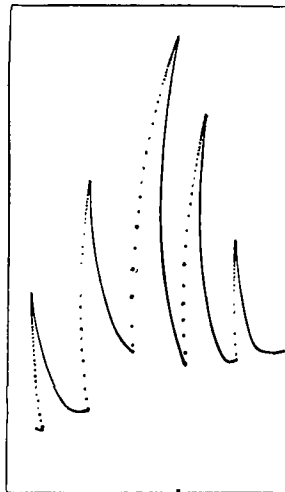


Рис. 38. Ступенчатость ответа, предшествующая утомлению у *Mimosa*

сравнению с началом. Следующий раздражитель подается при лучшем тоническом состоянии, что сопровождается повышением возбудимости. Ответ, следовательно, увеличивается. Таким образом, тоническое состояние листа достигает оптимума, а его возбудимость становится максимальной. Раздражение, наложенное в этот момент, вызывает максимальный ответ.

Итак, в этих ответах добавление раздражений приводит к эффектам двух видов—внешним и внутренним. Относительные соотношения этих эффектов прогрессивно изменяются. Вначале большая часть раздражения идет на улучшение тонического состояния растения, а дополнительная порция вызывает внешний ответ. Поэтому вначале ответ слабый. Однако к концу серии раздражений, когда тоническое состояние достигает максимума, все раздражения используются только для вызывания внешнего ответа, следовательно, он становится максимальным. После достижения максимальной возбудимости происходит обычный спад за счет утомления. Тем не менее

мы должны соблюдать осторожность и не делать поспешных выводов о тоническом состоянии растения в зависимости от того, сокращение или расслабление зарегистрировано на записи. Мы должны помнить, что состояние расслабления вызывается не только атонией, но оно может быть также обусловлено утомлением в результате интенсивного раздражения. Следует также принимать в расчет изменение положения листа вследствие суточной периодичности. Однако, держа в памяти

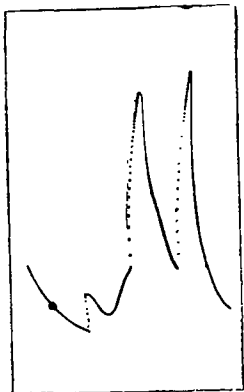


Рис. 39. Запись, показывающая влияние раздражения, изменяющее тоничность и вызывающее ступенчатый эффект

предысторию данного растения, экспериментатор легко может уберечься от неправильных выводов. Желая удостовериться, насколько выдвинутые здесь теоретические соображения будут подтверждаться в крайних случаях, я подверг исследованию растение, которое по внешним признакам вовсе не было сильным, а скорее было атоничным. Запись вначале показывает возрастающее расслабление, возможно связанное с растущей атоничностью (рис. 39). То, что тонус недостаточен, сразу становится очевидным из того факта, что первое раздражение, наложение которого было отмечено толстой точкой, не вызывало никакого ответа. Тем не менее это улучшило внутренний тонус растения, так как видно, что первоначальная скорость расслабления подвергалась уменьшению,

в результате чего запись стала более горизонтальной. Второе раздражение вызвало слабый ответ. Однако наиболее интересный факт заключался в том, что по окончании фазы восстановления у растения наблюдалось возрастающее сокращение как последствие раздражения. Итак, если вначале возрастающая атоничность приводит к увеличению расслабления, то при последующих раздражениях происходит противоположное и мы наблюдаем нарастание тонического сокращения как последствие раздражения. То, что тоническое состояние в действительности улучшается, видно из большого ответа, полученного от непосредственного действия обычного раздражения¹.

Такое последствие одиночного раздражения очень важно, так как оно показывает, что возбуждение, возникшее непосредственно после раздражения, может сохраняться некоторое время в скрытом состоянии, а потом проявляться внешне. Это находит выражение в феномене многократного ответа, который будет рассмотрен в последующей главе [19].

¹ Если растение находится в крайне субтоническом состоянии, может даже измениться знак ответа, и произойдет ненормальное выпрямляющееся движение. Однако после периода раздражения ответ возвращается к норме.

Мы уже рассматривали интересное явление чередования возбуждения, которое иногда получается у высоковозбудимых образцов (рис. 36). Характерной особенностью, наблюдавшейся при этом, было то, что за большим ответом следовал маленький и такое чередование длилось в течение некоторого времени. Различие между последующими ответами со временем исчезает. Феномен чередования был также обнаружен у растений, находящихся в субтоническом состоянии [20]. Характеристики, представленные здесь

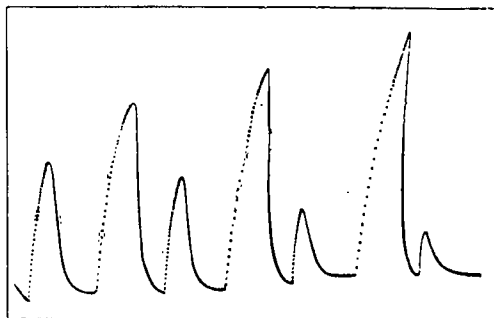


Рис. 40. Чередующийся ответ

Разница между чередующимися ответами становится очевидной

(рис. 40), находятся в резком контрасте к тому, что видно на рис. 36. Здесь первый ответ маленький, а второй большой, и разница между парами ответных кривых в серии имеет тенденцию к увеличению. Однако сумма высот пар последующих ответных кривых остается приблизительно одной и той же. Нечетные ответы на протяжении серии уменьшаются: (1) — 18,5, (3) — 16, (5) — 11, (7) — 6, в то время как амплитуда четных ответов растет: (2) — 25,5, (4) — 30, (6) — 33 (табл. 2).

Таблица 2
Высота последовательных ответных кривых

Номер опыта	Высота ответной кривой, мм	Сумма, мм
1	18,5	44
2	25,5	
3	16	46
4	30	
5	11	44
6	33	

Обратимое утомление при тетанизации

Было установлено, что если подвергнуть лист *Mimosa* продолжительному раздражению, то после первоначального опускания он сам поднимается, несмотря на то, что на него продолжает действовать раздражение. Вначале это казалось очень странным, но, однако, кажущаяся аномалия исчезает, если рассмотреть сущность ответа у растений и животных. Мышца лягушки

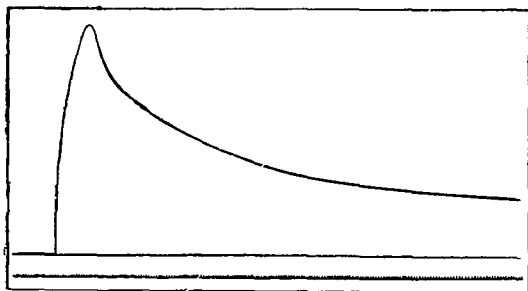


Рис. 41. Снижение ответной кривой при утомлении в мышце лягушки после длительного раздражения (по Броди)

при длительной электрической тетанизации сначала дает нормальное сокращение, но далее идет расслабление, несмотря на продолжающееся возбуждение (рис. 41). Разница между нормальным расслаблением при восстановлении [21] и расслаблением при утомлении, вызванном продолжительным раздражением, состоит в том, что в первом случае ответ имеет место при дополнительном раздражении, тогда как во втором случае ткань неспособна дать

ответ и только после периода покоя способна возбудиться. Тот же феномен наблюдается и в сократительном органе *Mimosa*. Здесь также после подъема [21] при длительном раздражении лист становится неспособным отвечать и возобновляет свою возбудимость лишь после определенного периода покоя.

Что касается особенностей реакции *Mimosa*, мы в состоянии проследить различные фазы, через которые сокращение при одиночном раздражении возвращается к расслаблению при утомлении, вызванном длительным раздражением. Возникла мысль, что действие продолжительного раздражения есть, в конце концов, действие последовательного раздражения с укороченным интервалом покоя. Возвратившись к рис. 38, мы заметим две фазы в сериях ответов: в первую фазу возбудимость увеличивается, во вторую — уменьшается. Мы замечаем, что в первой фазе опять-таки имеется остаточное сокращение при неполном восстановлении, поэтому линия основания записи постепенно смещается вверх. Это смещение происходит вследствие повышения возбудимости и последующего ступенчатого увеличения отдельных ответов и приводит к почти максимальному суммарному сокращению. Это станет понятным, если соединить вершины сократительных ответов. При суммации таких сокращений ответное опускание происходило бы гораздо больше, чем это имеет место при одиночном раздражении.

Если мы теперь повторим этот опыт, сократив интервал между последовательными раздражениями, то получим довольно сходные результаты, лишь с той разницей, что последовательные ответы будут располагаться ближе друг к другу, а периоды восстановления сильно уменьшатся. В этом случае восходящая часть кривой будет зазубрена. Если последовательное раздражение прикладывать с большой частотой, как это имеет место при длительной тетанизации, зазубринки исчезают, и мы будем иметь просто гладкую восходящую кривую.

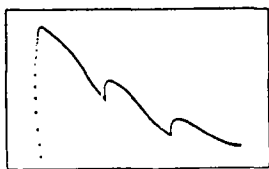


Рис. 42. Разные фазы обратимости утомления у растения

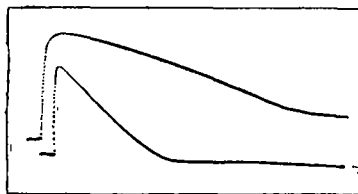


Рис. 43. Обратимость утомления у *Mimosa*
Нижняя запись показывает ответ при одиночном раздражении; верхняя — при длительном раздражении

Возвратившись ко второй фазе в серии ответов, когда возбудимость достигает максимума, мы обнаруживаем обратный феномен. Лист, достигнувший максимального предела опускания, обладает пониженной способностью для дальнейшего сокращения. Резким контрастом к первой фазе серии противостоят все более уменьшающиеся последовательные сокращения, происходящие при растущем утомлении, тогда как тенденция к расслаблению увеличивается. В случае длительной тетанизации результирующая запись в этой фазе будет выражена одним расслаблением, представленным ниспадающей кривой. Следовательно, при тетанизации мы будем иметь кривую ответа, показывающую вначале нормальное сокращение, за которым следует расслабление. Эта кривая на первый взгляд не очень отличается от кривой ответа на одиночное раздражение. Тем не менее имеется фактическое различие, поскольку результирующее сокращение при тетанизации за счет суммации будет больше, чем это имеет место при одиночном раздражении. После восстановления при тетанизации возбудимость, появляющаяся вследствие обратимого утомления, как уже указывалось, временно исчезает, тогда как после нормального восстановления при одиночном раздражении возбудимость полностью восстанавливается.

Типичный случай, детальное рассмотрение которого привело нас к этим выводам, наблюдался у растения, которое находилось в сравнительно субтоническом состоянии. Если растение было в оптимальном состоянии, то,

рассуждая таким же образом, можно ожидать, что кривая при тетанизации будет определенно изменяться. Возвращаясь к рис. 35, на котором представлены записи ответов высоковозбудимого образца, мы обнаружим, что самое первое раздражение дает максимальный ответ и что последующие ответы выражают утомление. Здесь нет никаких ступенчатых эффектов, никаких суммаций, первый ответ, насколько это возможно, является самым большим. Учитывая частоту раздражения, мы получим после первого максимального ответа фазовые изменения, происходящие из-за утомления.

Последовательные сократительные реакции будут меньше и меньше, а соответственные периоды восстановления будут больше и больше. Это отчетливо видно на рис. 42, где последовательные раздражения накладываются с интервалом 7 мин.

Таким образом, подвергая растение, находящееся в оптимальном состоянии, длительному раздражению, мы обнаружим, что период сокращения при тетанизации несколько отличается от такового при одиночном раздражении. Это подтверждается следующей парой записей (рис. 43), показывающих ответ растений в условиях, близких к оптимальным, при одиночном раздражении и при тетанизации.

В ы в о д ы

Сократительный ответ листовой подушечки *Mimosa* по своим свойствам подобен сократительному ответу мышцы.

При нормальном состоянии растения и при достаточном периоде покоя ответы получают одностипные.

При условиях неполного восстановления в ответах проявляется утомление.

Возбудимость растений в субтоническом состоянии повышается при действии самого раздражения. В таких же условиях обнаруживается ступенчатость ответа [22].

Ненормальный подъем после предварительного падения листа у *Mimosa* при длительном раздражении объясним при обобщении характеристик ответа у растения и животного. У обоих сокращение переходит в расслабление при утомлении.

Глава VII

ДЕЙСТВИЕ РАЗЛИЧНЫХ ГАЗОВ НА ВОЗБУДИМОСТЬ *MIMOSA*

Изменение возбудимости, вызванное внезапным изменением света — Исчезновение возбудимости при поглощении воды — Восстановление возбудимости при нанесении глицерина — Стимулирующие, угнетающие и токсические агенты — Явление аккомодации — Стимулирующее действие озона — Действие: углекислого газа, паров спирта, эфира, сероуглерода, светильного газа, хлороформа, аммиака, сероводорода, веселящего газа, двуокиси азота и двуокиси серы

Для того, чтобы исследовать изменение возбудимости *Mimosa* при действии различных газов, вначале получают серию более или менее однотипных ответов на одинаковое раздражение с интервалом в 15 мин. Затем в камеру, где помещено растение, вводится исследуемый газ, после чего записывают серию ответов при действии того же раздражения. Изменения в амплитуде ответа указывают на возбуждающее или угнетающее действие агента.

Выполняя опыты таким способом, мы придерживаемся допущения, что накладываемые раздражители неизменны и внешние условия постоянны, с одним исключением, связанным с введением исследуемого газа. Для того, чтобы закончить одно исследование, часто требуется около двух часов. Это время необходимо, чтобы получить восемь ответов с интервалом в 15 мин. Из них первые два — норма, последующие четыре — влияние газа и последние два — последствие после удаления газа. Понятно, как важно поддерживать внешние условия постоянными в течение такого долгого периода времени, как два часа. Метод поддержания постоянства раздражений уже обсуждался. Температуру камеры можно также сохранять постоянной. Другой фактор, который подвергается изменению, — интенсивность света. Я часто замечал колебания в однотипных ответах, которые вызывались проходящим облаком. Я вскоре обнаружил, что внезапные изменения интенсивности света вызывают заметные сдвиги возбудимости двигательного органа *Mimosa*. Так, помещая высокочувствительное растение в темную комнату, мы замечаем, как исчезает его возбудимость. Это исчезнове-

ние носит обычно временный характер, так как в течение часа, несмотря на то, что растение продолжает оставаться в темноте, возбудимость его чаще всего восстанавливается. В нормальных условиях, видимо, не темнота, а внезапное уменьшение света вызывает угнетение возбудимости, это подтверждается тем фактом, что ночью растение обладает нормальной чувствительностью.

Действие внезапного затемнения

Для того, чтобы продемонстрировать изменение возбудимости, вызванное внезапным уменьшением света, я вначале получил серию из трех нормальных ответов в рассеянном дневном свете. Камера с растением внезапно затемнялась непроницаемым экраном. Оказалось (рис. 44), что последующие два ответа были почти уничтожены. Однако возбудимость растения начинала восстанавливаться после 45 мин. экспозиции в темноте. По истечении часа возбудимость в темноте полностью восстанавливалась. Ответ стал даже больше, чем на свету.

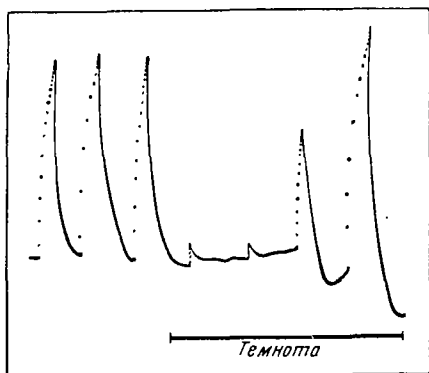


Рис. 44. Влияние внезапного затемнения на возбудимость *Mimosa*

Первые три ответа — норма; четвертый, следующий за ними, отражает влияние затемнения. Линия внизу указывает длительность затемнения. Частота вибраций пистика равна пяти колебаниям в секунду

Для того, чтобы избежать мешающего действия изменений освещения, желательно было выполнять последующие опыты на открытой веранде, поместив растение в камере со стенками из матового стекла. Таким образом, растение поддерживалось в условиях рассеянного света почти одинаковой интенсивности.

Действие поглощения воды

Я заметил и другую особенность *Mimosa* — подавление возбудимости в дождливый день. Впоследствии это действие я связал с поглощением воды листовой подушечкой. Изменение возбудимости двигательного органа при поглощении воды очень ясно показано в прилагаемой записи (рис. 45). Вначале было получено два нормальных однотипных ответа. Затем, когда лист восстанавливался от действия второго раздражения, на подушечку помещалась капля воды. Было замечено, что период восстановления значительно замедлялся вследствие поглощения воды. Обычное время для полного восстановления 15 мин. После нанесения воды оно продолжалось до

45 мин. Определенное раздражение накладывалось с обычным интервалом в 15 мин., момент приложения раздражителя отмечался жирной точкой. Видно, что возбудимость исчезает, так как раздражение, которое первоначально было эффективно, становилось теперь совершенно недейственным.

Далее я попытался обнаружить, возможно ли восстановить исчезнувшую возбудимость искусственным способом. Руководствуясь взглядом, что глицерин обладает способностью извлекать воду, я нанес каплю концентрированного глицерина на подушечку. Оказалось, что возбудимость листовой подушечки быстро восстанавливается. Оба ответа после наложения глицерина практически сходны с нормальными ответами, наблюдавшимися в начале опыта. Я не могу сказать, связано ли полностью восстановление возбудимости с извлечением воды. Можно было думать, что продолжительное извлечение воды приведет к постепенному увеличению возбудимости, за которым, по достижении максимума, последует уменьшение. Однако я нашел, что наложение глицерина восстанавливает нормальную возбудимость, но обычно она остается постоянной даже при продолжительном действии реагента. Это важно учесть для тех исследований, в которых требуется установить электролитический контакт с листовой подушечкой, не вызывая при этом каких-либо изменений в ее двигательной возбудимости.

Теперь я опишу действие разных газов и паров на возбудимость *Mimosa*. Растение заключалось в маленькую стеклянную камеру, разные газы подавались и выводились через входные и выходные трубки. Различное действие агентов можно классифицировать как (1) стимулирующее, (2) угнетающее и (3) токсическое. Повышение возбудимости, вызываемое стимулирующими агентами, выражается увеличением амплитуды ответа; действие тормозящих агентов — уменьшением амплитуды ответа; в этот класс можно включить агенты, которые обладают небольшим наркотическим действием. Во всех этих случаях удаление газа сопровождалось восстановлением нормальной возбудимости растения. В связи с этим наблюдался необычный факт — явление аккомодации. При действии слегка тормозящих агентов наблюдалось уменьшение возбудимости. Но растение само приспособля-

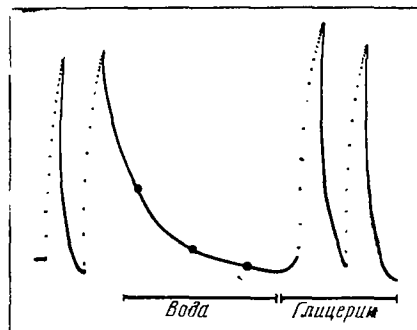


Рис. 45. Уничтожение двигательной возбудимости листовой подушечки при абсорбции воды

Заметное удлинение периода восстановления и неэффективность раздражения, приложенного в этот момент, отмечены толстыми точками. Последующее восстановление возбудимости происходит благодаря нанесению глицерина

валось к изменению, вследствие чего возбудимость более или менее восстанавливалась до первоначального уровня. Возникает мысль, что характер реакции видоизменяется в некоторой степени тоническим состоянием растения. Сильные растения лучше смогут противостоять неблагоприятным обстоятельствам, чем слабые.

Наконец, имеются газовые агенты, токсичные по своему действию, их наложение связано с быстрым исчезновением возбудимости и гибелью растения. Теперь подробно рассмотрим действие разных газов, начиная с тех, которые раздражают растение, и кончая теми, которые вызывают его гибель.

Озон

Раздражающее действие этого газа ясно видно на рис. 46. Опытный лист перед введением озона обнаруживал признаки утомления, это явствует из постепенного уменьшения амплитуд последовательных ответов. Однако введение озона вызывает увеличение возбудимости, которое сопровождается ростом амплитуды ответов до определенного предела.

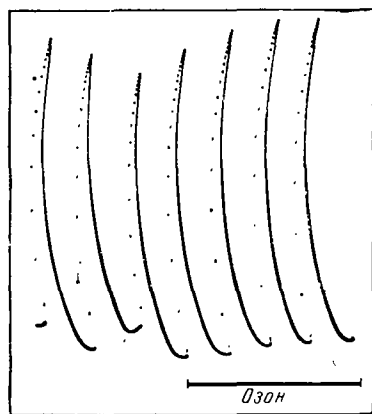


Рис. 46. Стимулирующее действие озона

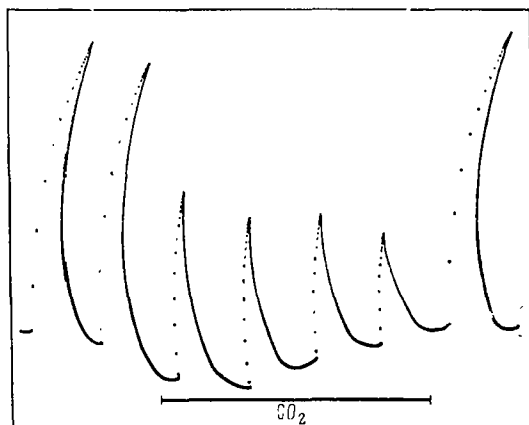


Рис. 47. Влияние углекислого газа

Углекислый газ

Действие неразбавленного углекислого газа угнетает возбудимость. Это видно в представленной записи рис. 47, где показано, что при действии этого газа последовательные ответы претерпевают уменьшение. Дру-

гой интересный факт — неполное восстановление после каждого возбуждения. Когда камера с растением проветрилась на свежем воздухе, наблюдалось восстановление нормальной возбудимости.

Пары спирта

Непосредственное действие разбавленных паров спирта иногда вызывает быстропроходящее увеличение возбудимости. Но продолжительное действие паров вызывает угнетение. В прилагаемой записи рис. 48

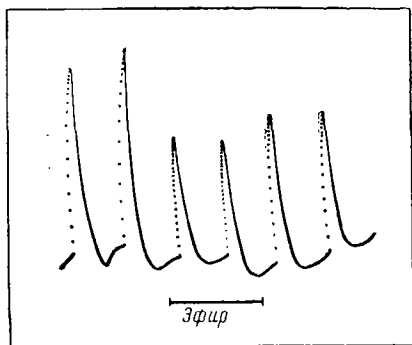


Рис. 48. Влияние паров спирта

После воздействия наблюдается чередующийся характер ответа

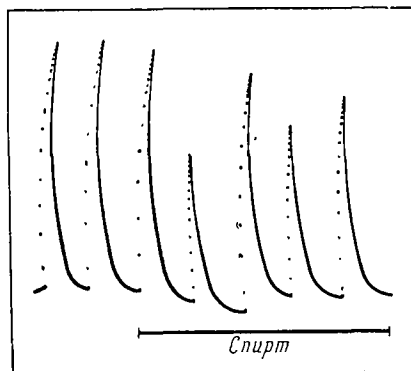


Рис. 49. Влияние эфира

имеется небольшое возбуждающее действие, но по прошествии 15 мин. наблюдается торможение ответа. Замечателен и другой факт — чередующийся характер ответа после приложения спирта.

Эфир

Пары эфира вызывают угнетение возбудимости, что видно из уменьшения амплитуды ответа. Первоначальное действие разбавленных паров эфира — это чаще всего быстро проходящее возбуждение. Наркотическое действие этого агента на *Mitosa* напоминает действие хлороформа. Угнетающее действие эфира исчезает на свежем воздухе (рис. 49).

Сероуглерод

Действие паров сероуглерода подобно действию паров эфира. Они вызывают подавление возбудимости, которое, однако, проходит на свежем воздухе (рис. 50).

Светильный газ

Вопреки моему предположению, светильный газ оказался умеренно угнетающим в своем действии. Я содержал растение, окруженное этим газом, более чем в течение двух часов без потери возбудимости. Действие газа очень отличается, если он содержит такие примеси, как сероводород.

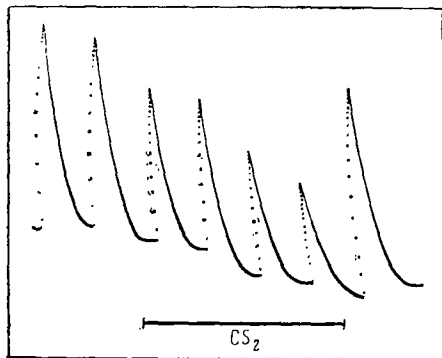


Рис. 50. Влияние сероуглерода

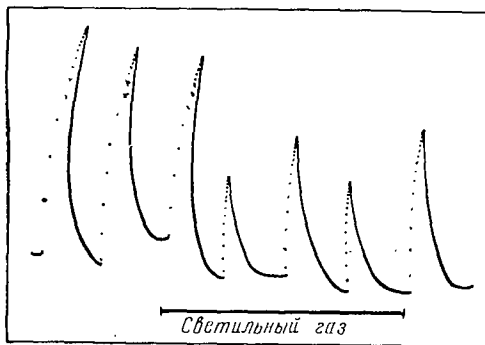


Рис. 51. Влияние светильного газа

После его введения наблюдается нерегулярность ответа

Я привожу запись (рис. 51), которая показывает угнетающее действие светильного газа и постепенное восстановление нормальной возбудимости при пропуске свежего воздуха.

Хлороформ

Пары хлороформа действуют как очень сильный наркотик. В записи, приводимой здесь (рис. 52), видно, что ответ сильно уменьшается сразу после наложения хлороформа; уничтожается также способность восстановления. Последующее наложение раздражителя не дает результата, не обнаруживается даже следа ответа. Выветривание паров не ведет к восстановлению возбудимости в течение значительного периода времени. В описываемом опыте период общей нечувствительности продолжался в течение шести часов, после которых возбудимость медленно восстанавливалась.

Аммиак

Найдено, что пары аммиака ведут к уничтожению возбудимости в течение очень короткого времени. При введении аммиака происходит падение возбудимости. Однако этого можно избежать введением паров сразу после

возбуждения, вызванного определенным раздражением. В записи, представленной здесь, даны (рис. 53) первые два нормальных ответа. Введение аммиака вызывает, как видно, уничтожение возбудимости; три последующих раздражения, помеченные жирными точками с обычным интервалом в 15 мин., совершенно не эффективны. После удале-

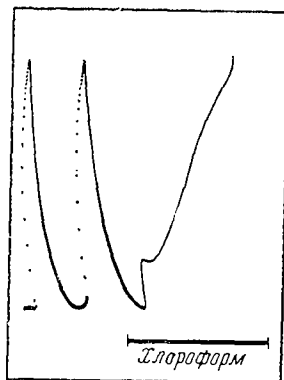


Рис. 52. Уничтожение возбудимости хлороформом

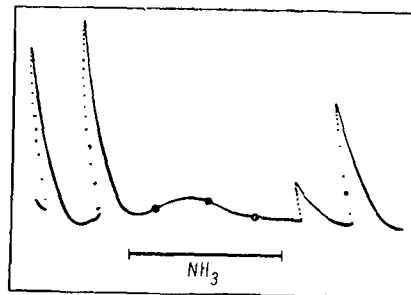


Рис. 53. Уничтожение возбудимости влиянием аммиака

ния паров возбудимость, как видно, очень медленно восстанавливается. Если использовались пары концентрированного аммиака, то возбудимость исчезает в течение нескольких часов. }

Сероводород

Этот газ не только оказывает угнетающее действие на растение, но и чрезвычайно токсичен. Из записи можно видеть, что при введении сероводорода период восстановления сильно растягивается. Уничтожение возбудимости доказывается тем фактом, что последующие раздражения с обычным интервалом в 15 мин. совершенно неэффективны (рис. 54). Действие этого газа настолько ядовито, что возобновление доступа свежего воздуха не приводит к оживлению. Растение впоследствии погибает от ядовитого влияния этого газа.

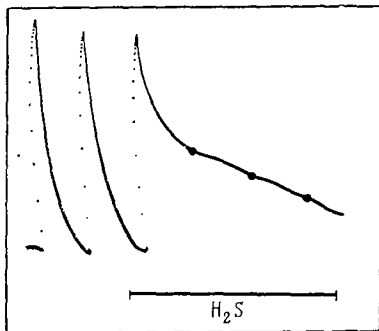


Рис. 54. Полное уничтожение возбудимости и гибель растения под влиянием сероводорода

Двуокись азота

Окись азота, или веселящий газ, обладает незначительным возбуждающим действием. Двуокись же азота чрезвычайно ядовита. Введение этого газа вызывает быстрое падение возбудимости, повторяемое дважды. После этого растение становится абсолютно нечувствительным (рис. 55); газ просто его убивает.

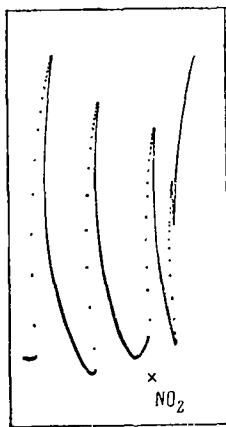


Рис. 55. Токсическое действие двуокиси азота

Введение этого газа (отмечено X) вызывает возбуждение с последующим уменьшением возбудимости и гибелью растения

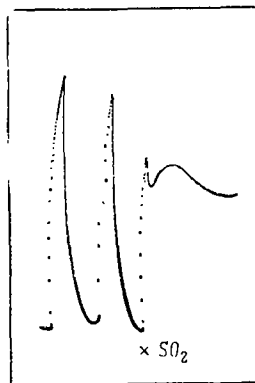


Рис. 56. Исчезновение возбудимости и гибель растения под влиянием двуокиси серы

Двуокись серы

В равной мере смертельным является и действие двуокиси серы. Введение газа сопровождается быстрым падением возбудимости листа, после чего он становится абсолютно нечувствительным (рис. 56). Возобновление доступа свежего воздуха не оживляет растения, которое погибает от токсического действия газа.

Выводы

При внезапном уменьшении интенсивности света обычно имеется временное угнетение возбудимости у *Mimosa*.

Поглощение воды вызывает депрессию, или уничтожение двигательной возбудимости листовой подушечки. Возбудимость восстанавливается при наложении глицерина.

Озон увеличивает возбудимость у *Mimosa*.

Углекислый газ и пары спирта вызывают умеренное угнетение возбудимости, которая полностью восстанавливается на свежем воздухе.

При действии светильного газа и паров сероуглерода также наблюдается угнетение возбудимости.

Пары эфира оказывают умеренное паркотическое действие.

Эффект паров хлороформа резко выражен, при его действии исчезновение возбудимости длится значительное время.

Аммиак вызывает заметное уничтожение возбудимости.

Сероводород, двуокись азота и двуокись серы уничтожают возбудимость и вызывают гибель растения.

Глава VIII

СМЕРТЕЛЬНЫЙ СПАЗМ У РАСТЕНИЙ

*Критерий гибели растения — Исчезновение электрического ответа при гибели — Механический спазм при гибели — Водяная баня для стандартного подъема температуры — Действие на возбудимость внезапного охлаждения или нагревания — Подъем листа при повышении и сокращение листа при понижении температуры — Термомеханическая инверсия в точке гибели — Необходимость стандартизации скорости повышения температуры — Регистрация гибели у *Mimosa* — Исчезновение ответа после смертельного спазма — Постоянство точки гибели у разных образцов — Регистрация гибели у *Desmodium gyrans* и *Vicia Faba* — Смертельный спазм у обычных растений — Электрический спазм гибели — Снижение точки гибели при утомлении и отравлении*

Растение можно убить, подвергнув его действию некоторой максимальной температуры. Определить точный момент начала гибели очень трудно, так как не существует ни косвенных, ни прямых критериев гибели. Можно определить наступление гибели по исчезновению электрического ответа, который характерен для состояния жизни. До тех пор, пока растение живо, оно дает электрический ответ на раздражение в виде отрицательного показания гальванометра. При наступлении гибели этот особый ответ исчезает. Я обнаружил, что электрический ответ прекращается, если в течение некоторого времени растение подвергается действию температуры около 60° C.

Если действовать на растение постепенно возрастающей температурой, то наступит момент, когда начнут появляться смертельные изменения. У животных ранним симптомом гибели служит *трупное окоченение*. Мы увидим, что у растений в критический момент наблюдается смертельный спазм, аналогичный предсмертной агонии.

Чтобы получить автоматическую запись, указывающую на начало смертельных изменений, я взял экземпляр *Mimosa* и подверг его действию постепенного повышения температуры в водяной бане. Лист был прикреплен обычным способом к писчику. Использовался регистрирующий аппарат колеблющегося типа, в котором пластинка для записи ответной реакции колебалась с помощью электромагнитного устройства. Это давало кривую ответа, состоящую из серии точек. В настоящем исследовании электромаг-

нитная цепь замыкалась на короткое время через каждый градус подъема температуры в бане. Таким образом, следующие друг за другом точки отмечали интервалы температуры в 1°C . Ордината кривой указывает на расслабление или сократительное движение листа: спад кривой соответствует расслаблению, а подъем — сокращению.

Температура бани постепенно поднималась с помощью газовой или спиртовой горелки. По некоторым соображениям, которые вскоре будут объяснены, необходимо поднимать температуру *постепенно* и *постоянно* без каких-либо внезапных изменений. Во время нагревания не должно быть также механических перемещений воды в бане, так как это беспокоит лист и портит запись. Эти трудности можно преодолеть, если сконструировать нагревательную баню из двух сосудов. Один из сосудов помещается в другой. Нагревание воды внешнего сосуда поднимает температуру воды во внутреннем очень равномерно и без каких-либо механических воздействий.

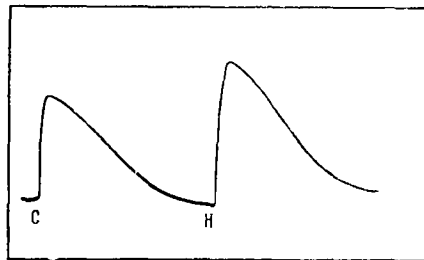


Рис. 57. Ответ *Mimosa*, вызванный внезапным нанесением или холодной (С), или горячей (Н) воды

Чтобы защитить растение от возбуждения, подъем температуры необходимо производить *постепенно*. Любое *внезапное* изменение температуры, будь то понижение или повышение, вызывает движение листа. Это видно на записях (рис. 57), полученных у *Mimosa*. Первый ответ получен при нанесении капли ледяной воды на подушечку; второй ответ получен при наложении капли горячей воды. В обоих случаях мы наблюдаем возбуждение, выражающееся в опускании листа.

Однако в общем действие температуры очень определено: с одной стороны, *постепенный* подъем температуры вызывает прогрессивно возрастающее выпрямление листа; с другой стороны, *постепенное* понижение температуры вызывает прогрессивно растущее поникание листа. Итак, в общих чертах: повышение температуры вызывает расслабление, а ее понижение — сокращение листа. Эти противоположные эффекты выпрямления и падения листа развиваются прогрессивно и медленно. Реакция возбуждения внезапна и всегда сопровождается сократительным падением листа.

Для опыта можно использовать цельное растение *Mimosa* или, что более удобно, срезанную ветку с листом. В обоих случаях получаются одинаковые результаты. Найдено, что при постепенном подъеме температуры лист поднимается до наступления критической температуры, при которой расслабление превращается в спазматическое сокращение. Таким образом, кривая имеет V-образную форму. Точка перелома кривой очень резкая и отчетливая. При постоянных условиях критическая точка поворота

также очень определена. Внезапный перелом кривой отмечает начавшиеся смертельные изменения.

Приведем некоторые условия, которые необходимо помнить, чтобы гарантировать постоянство результатов. Очевидно, что если поместить растение на продолжительное время в неблагоприятные условия среды, то оно погибнет. Это также касается и действия температуры. Но поскольку такая температура вызовет гибель растения непрямым и кумулятивным действием [23], то нельзя установить появления точки гибели. Для точного определения точки гибели необходимо знать температуру, которая сама по себе вызывает резкие смертельные изменения. С другой стороны, должен быть некоторый латентный период, по истечении которого обнаружатся внешние изменения. Помимо этого будет проходить промежуток времени, в течение которого температура ткани достигнет температуры бани. Если скорость подъема температуры слишком велика, то вследствие задержки, вызванной этими двумя факторами, температура, регистрируемая во время смертельного спазма, будет выше температуры истинной точки гибели.

Таким образом, существуют довольно антагонистичные соображения. Во-первых, для того чтобы получить истинную точку гибели, необходимо, чтобы растение подвергалось не слишком продолжительной температурной экспозиции. Тем не менее, учитывая наличие латентного периода и времени для достижения растением окружающей температуры, мы должны постепенно поднимать температуру. Для не слишком толстых тканей последнее условие выполняется при скорости подъема 1°C в минуту. Для точного определения точки гибели скорость подъема температуры должна быть постоянной. Необходимо также помнить, что после начала смертельных изменений должно пройти некоторое время, прежде чем будет убита вся масса ткани. Если масса ткани толста, то вследствие ее малой теплопроводности достижение окружающей температуры и наступление смерти во всей ткани будет длительным процессом.

Определенная скорость подъема температуры может легко поддерживаться передвижением нагревающего пламени ближе или дальше от бани. Я нашел, что у тонких органов, таких, как подушечка у *Mimosa*, спазматическое сокращение происходит приблизительно при 60°C , если скорость подъема температуры равна приблизительно 1° в минуту. Это видно на рис. 58, где регистрация началась при 25° и последующие точки наносились с интервалами в 1° . Нисходящая кривая указывает на выпрямление листа при расслаблении. После того, как температура достигает 60° , наблюдается крутой поворот кривой и спазматическое сокращение происходит с очень большой скоростью. Точки в восходящем участке кривой нанесены с интервалом в $0,2^{\circ}$. Точка поворота, как мы увидим, указывает на наступление гибели. Кривую, дающую регистрацию гибели, мы будем называть *кривая гибели*. Следует помнить, что после обработки ткани температурой в 60°C

исчезает особый электрический ответ, характерный для живого состояния ткани.

Если внезапное сокращение, которое происходит при 60° , — смертельный спазм, то его следует рассматривать как последнюю ответную реакцию растения. Если поднять температуру растения до величины, близкой к точке гибели, скажем, до 45° , то получим продолжительное ответное расслабление. Если теперь охладить лист, то он более или менее восстанавливает свое первоначальное положение. Если снова поднять температуру, то происходит еще одно выпрямление листа, а когда достигается точка гибели, происходит внезапное спазматическое сокращение.

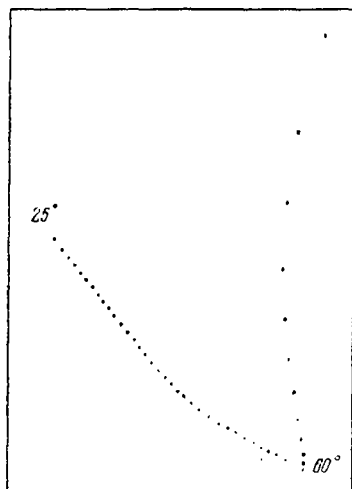


Рис. 58. Кривая гибели *Mimosa*

Последовательные точки в нисходящей части кривой, соответствующей расслаблению, отражают подъем температуры на 1°C . При 60°C происходит спазматическое сокращение, вызывающее крутой поворот кривой

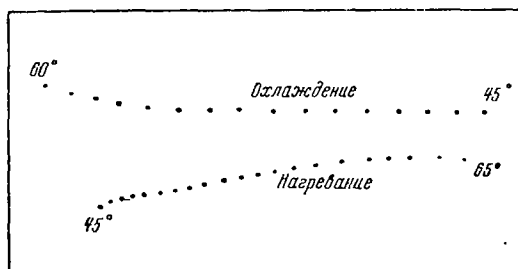


Рис. 59. Уничтожение ответа растения на нагревание или охлаждение после прохождения точки гибели

Однако, если на растение подействовать один раз температурой, при которой происходит спазм, то наступит уничтожение всех дальнейших ответов. Это доказывает, что внезапное сокращение при 60° есть спазм гибели. Итак, после получения в последнем опыте внезапного поворота кривой при 60° , растение содержалось при этой температуре в течение 15 мин. После этого в баню снова помещали холодную воду и производили еще одну запись в условиях подъема и падения температуры. Полученные результаты воспроизведены на записи (рис. 59). На нижней кривой показана запись эффекта подъема температуры от 45° до 65° , а на верхней — эффекта охлаждения от 60° до 45° . Если в последнем опыте при 60° происходило спазматическое сокращение, то в данном случае не имеется никаких следов подобного сокращения. Очень незначительное движение, наблюдаемое на двух кри-

вых, есть результат физического действия нагревания и охлаждения. Его можно совершенно не принимать в расчет по сравнению с физиологическим поднимающим движением при нагревании и последующим спазматическим сократительным движением, возвещающим начало смертельных изменений.

Для того, чтобы выяснить, насколько постоянно значение точки гибели, я повторил опыты с рядом других растений. Мы видели, что выпуклые органы на листьях *Desmodium gyrans* и конских бобов (*Vicia Faba*) обладают ответным

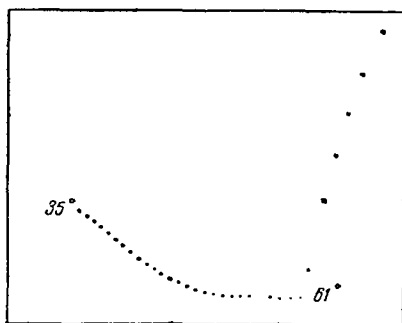


Рис. 60. Запись, показывающая точку гибели у *Desmodium* при 61°C

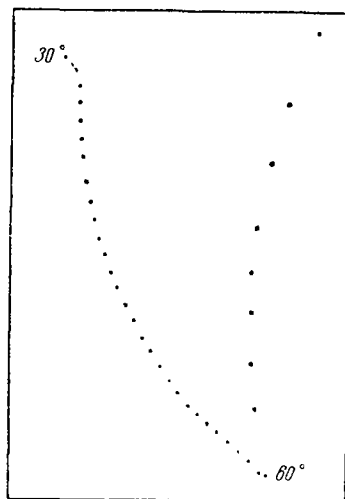


Рис. 61. Термомеханическая инверсия, указывающая точку гибели, наступающую при 60°C в листе конского боба

движением при возбуждении. На рис. 60 изображена регистрация гибели листа *Desmodium*, полученная при стандартных условиях. Регистрация началась с 35°C. Видно, что термомеханическая инверсия произошла при 61°.

Следующая запись (рис. 61) получена на листе конских бобов. Здесь ответное движение очень большое. Поворот кривой происходит при 60°.

Появление смертельного спазма может быть показано у обычных растений. Если взять полый трубчатый орган, такой, как полый листовый стебель тыквы или полый цветковый черешок какого-либо другого растения, вырезать его в форме спирали и подвергнуть действию повышающейся температуры, то вначале можно будет заметить раскручивание спирали при ослаблении. Однако при достижении точки гибели первоначальное движение внезапно заменится движением закручивания.

У цветов, например у ноготков, смертельный спазм выражается внезапным движением открытия или закрытия цветка

Применив электрический метод исследования, я нашел, что в момент гибели происходит электрический спазм. Повышение температуры в данной точке растительной ткани вызывает увеличение позитивности до тех пор, пока не достигается критическая температура, при которой происходит внезапная электрическая инверсия в негативность. Электрическая кривая

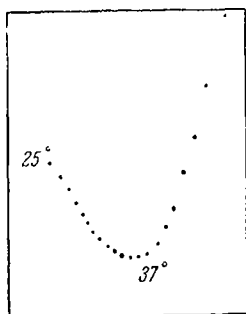


Рис. 62. Снижение точки гибели при утомлении; смертельный спазм наступает при 37° С

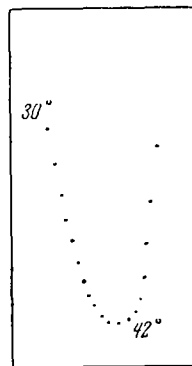


Рис. 63. Влияние ядов на снижение точки гибели

гибели имеет тот же характер, что и термомеханическая кривая. Было найдено, что у видов *Musa* и *Amaranth* точка гибели равна 59,5° С¹.

Поскольку смертельный спазм есть форма физиологического ответа, то мы сможем ожидать, что кривая гибели подвергнется модификации при физиологическом изменении. Одним из таких изменений будет перемещение точки инверсии или перемещение точки гибели. Так, некоторое влияние оказывает возраст: точка гибели у очень молодых растений будет ниже, чем у зрелых. Я продемонстрирую влияние других факторов, таких, как утомление или ядовитые вещества, на перемещение точки гибели.

Я уже приводил запись, показывающую, что точкой гибели листа конских бобов в нормальных условиях является 60°. У сходного растения было вызвано утомление с помощью тетанизирующих электрических ударов. Затем произвели обычную регистрацию гибели. Как видно (рис. 62), в этом конкретном случае точка гибели снизилась за счет утомления от нормальных 60 до 37°, т. е. на 23°. Снижение точки гибели определялось степенью утомления.

¹ B o s e. Comparative Electro-Physiology. London, Longmans, 1907, p. 202.

Для того, чтобы выяснить действие ядовитых растворов на точку гибели, лист конских бобов подвергался действию разбавленного раствора сульфата меди и производилась термомеханическая регистрация (рис. 63). Действие отравляющего агента ясно демонстрируется соответствующим снижением точки гибели. В данном случае происходило снижение от нормальных 60 до 42°, или на 18°.

Выводы

Для живого состояния растительной ткани характерен отрицательный электрический ответ. Мертвые растения не дают этого характерного электрического ответа.

Если растение выдерживать в течение некоторого времени при температуре 60°С, то исчезает его электрический ответ. Такое уничтожение ответа указывает на гибель растения.

Лист *Mimosa*, подвергнутый резким изменениям температуры — как внезапному охлаждению, так и внезапному нагреванию, — обнаруживает сократительную реакцию возбуждения. Однако, если температура поднимается постепенно, то происходит прогрессивное поднятие листа. Постепенное охлаждение вызывает поникание листа.

Если подвергнуть лист *Mimosa* постепенному повышению температуры, то в критической точке поднятие листа при расслаблении внезапно переходит в спазматическое сокращение. При стандартных условиях этот поворот происходит при 60°С. После этого ответная реакция растения исчезает.

Во всех случаях другие растения — и чувствительные и обыкновенные — характеризуются смертельным спазмом, происходящим при 60° или около этой температуры.

При электрической регистрации обнаружено, что электрический спазм происходит при критической температуре около 60°.

Точка гибели растения снижается при физиологической депрессии. Так, при утомлении, вызванном электрической тетанизацией, точка гибели снижается от нормальных 60 до 37°.

Ядовитые вещества также снижают точку гибели. В конкретном примере ядовитый раствор сульфата меди снизил точку гибели на 18°С.

Глава IX

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЛАТЕНТНОГО ПЕРИОДА

*Трудности точного определения латентного периода — Преимущества резонирующего регистратора — Синхронизация работы камертонного вибратора и резонирующего регистратора — Автоматическое раздражение в определенный момент — Идентичность величины латентного периода при последовательных определениях — Точное определение промежутков времени короче 0,005 сек — Влияние инерции регистратора на величину латентного периода — Обобщение в таблице величин латентного периода разных экземпляров *Mimosa* — Влияние сезонности на латентный период*

Если двигательная подушечка *Mimosa* подвергается возбуждающему удару, то проходит короткий интервал времени между нанесением этого удара и началом ответного движения. Этот короткий интервал называют *латентным периодом*. Аналогично этому сокращение в мышце не появляется мгновенно после наложения раздражения. В случае мышечного сокращения латентный период определяется из самой записи. Период, проходящий после нанесения раздражения, в течение которого не наблюдается мышечного сокращения, выражается на записи прямой линией. Затем начинается сокращение, писчик резко поднимается и вслед за его движением ползет вверх кривая записи. Протяженность прямой линии на записи, между отметкой раздражения и изгибом, совпадающим с началом ответной реакции, дает нам величину длительности латентного периода. Однако необходимо определить промежуток времени, в течение которого наблюдается этот прямой участок записи. Это делается с помощью синусоиды, вычерчиваемой под записью ответа камертоном, колеблющимся с частотой 100 или 200 раз в секунду. Этим способом было определено, что латентный период для мышцы лягушки составляет приблизительно 0,01 сек.

До сих пор существуют некоторые трудности, с которыми приходится сталкиваться при определении латентного периода с большой точностью, так как запись мышечного сокращения и запись отметки времени разделены, а это ведет к некоторым ошибкам, которые могут быть внесены при вы-

ведении значения времени для какой-либо точки мышечной кривой (рис. 64). Эта ошибка становится серьезной, если измеряемый промежуток времени очень мал. Кроме того, существуют трудности для точного определения точки изгиба, соответствующей началу механического ответа. Но больше всего затруднений вносит ошибка, обусловленная инерцией писчика. За счет этого и за счет механической инерции самой реагирующей мышцы полученные значения латентного периода, по-видимому, несколько превышают его истинную величину.

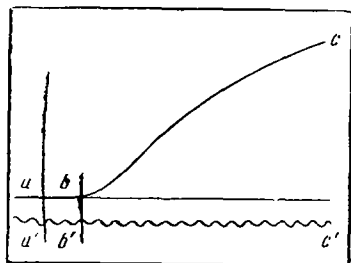


Рис. 64. Латентный период мышцы *hyoglossus*

aa' — момент раздражения; *ab* — латентный период. Время записи — 200 раз в секунду (по Броди)

Благодаря прибору, который я использовал, эти трудности были сведены к минимуму. Прежде всего, кривая ответа, или фитограмма, одновременно являлась и хронограммой. Таким образом, уничтожалась ошибка, возникающая при отдельной записи отметки времени. Позже я объясню способ, который давал возможность сравнительно точно определить точку изгиба, соответствующую началу ответной реакции. И, наконец, ошибка, обусловленная инерцией записывающей части прибора, сводилась до минимума при помощи чрезвычайно легкого писчика. Для мышечной записи брали писчики весом около 3,5 г. Писчик, который использовал

я, весил лишь 0,04 г. Таким образом, записывающая часть нашего прибора была примерно в 100 раз легче веса записывающей части прибора, использованного для мышц.

Точность хронограммы, осуществляемой самим регистратором ответа, может быть выверена по одновременной работе стандартного камертона (100 двойных колебаний в секунду) и вызванным им резонантными колебаниями регистратора. Регистратор предварительно настраивается на 100 двойных колебаний в секунду. Легкий алюминиевый писчик, приделанный к камертону, чертит синусоиду на опускающейся закопченной стеклянной пластинке. Верхушка вибрационного регистратора приспособлялась так, чтобы отмечаемые им точки были синхронны со следами камертона. Из записи видно (рис. 65), что соответственно каждому гребню волны камертона немного справа имеется точка. На приведенной записи представлен период в 14 колебаний. 14 ликов, отмеченных камертоном, точно совпадают с 14 точками, отмеченными вибрационным регистратором. Следовательно, интервал между двумя точками точно отмечает промежуток, равный 0,01 сек. Если пластинка передвигается с постоянной скоростью, то интервал между этими точками будет постоянным. Но точность измерений времени на кривой не зависит от скорости движения пластинки, так как мы учитываем не

расстояние, а число точек. На настоящем рисунке запись сделана на пластинке, которая была свободна и во время своего падения приобретала увеличивающуюся скорость. В связи с этим период волн камертона постепенно увеличивался и в точном соответствии с этим увеличивался интервал между точками. Если включить мотор фонографа, опускающего пластинку,

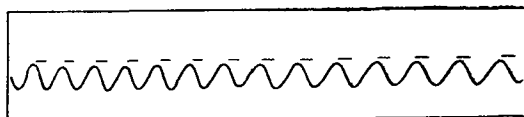


Рис. 65. Одновременная запись вибрирующего регистратора и камертонного возбудителя со 100 двойными колебаниями.

то пройдет некоторое время, пока мотор и связанная с ним пластинка наберут скорость. После этого скорость становится постоянной. Если в течение всей записи необходима постоянная скорость, то запись ответа нужно производить лишь в этот поздний период.

Таким образом, прежде всего необходимо заставить писчик вибрировать с определенной частотой, например 100 колебаний в секунду. Затем запускается пластинка, на которой ведется запись; когда скорость ее движения становится постоянной, на листовую подушечку наносится электрическое раздражение в виде мгновенного размыкательного удара. Необходимо, чтобы отметка, сделанная на регистрирующей пластинке, наносилась точно в момент раздражения. Горизонтальная запись, состоящая из серии точек с интервалом в 0,01 сек., внезапно отклоняется вверх при начале раздражения. Число точек, находящихся между отметкой момента раздражения и моментом подъема, дает величину латентного периода для данного растения.

Раздражение нельзя наносить вручную. Это должно делаться автоматически. Мы не можем также нанести мгновенный размыкательный удар без предварительного замыкания первичной цепи катушки Румкорфа, которое сопровождается замыкательным ударом.

Чтобы избежать этого во время замыкания первичной цепи, следует накоротко толстым проводом замкнуть вторичные электроды. Таким образом, удар от вторичной катушки практически отклоняется от растения по пути наименьшего сопротивления, созданного проводом. Все это производится специальным механическим устройством.

Устройство для автоматического раздражения

Основные части автоматического устройства, с помощью которого размыкательный удар наносится в заранее намеченной точке регистрирующей пластинки, показаны на рис. 66.

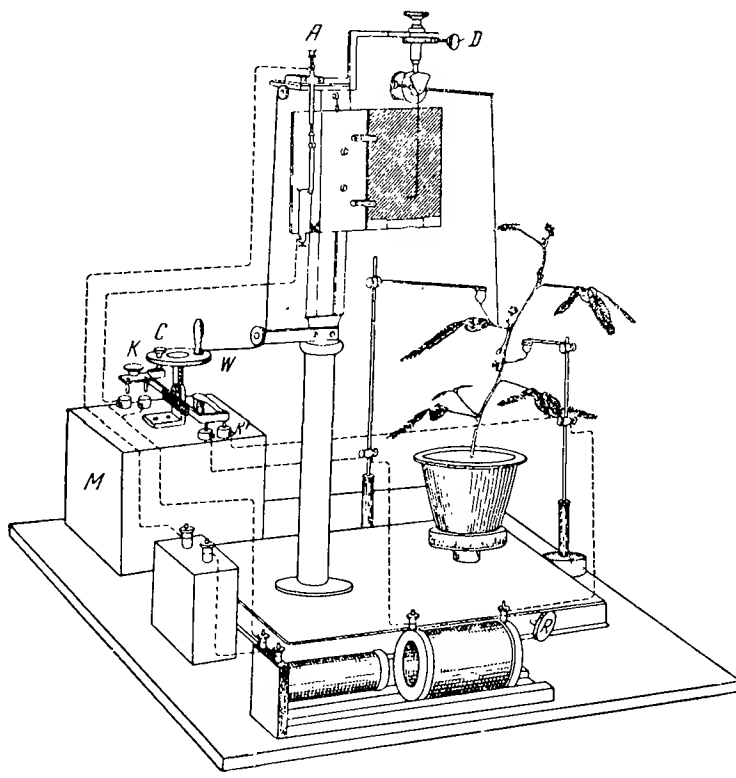


Рис. 66. Аппарат для определения латентного периода у *Mimosa*

М — пружинный мотор; *W* — наматывающий диск; *С* — шпенец; *К* — рукоятка, надавливание на которую замыкает первичную цепь индукционной катушки; *К'* — ключ короткого замыкания. Автоматическое размыкание осуществляется контактным стержнем, регулируемым микрометрическим винтом *А*

Регистрирующая пластинка начинает опускаться при нажатии ручки *К*. *К* вращающейся оси мотора фонографа прикреплен поворачивающийся диск. Он вращается по часовой стрелке, одновременно вращая в этом же

направлении пружину мотора фонографа. Окружность диска равна длине пластинки. Один полный оборот подтягивает регистрирующую пластинку вверх, в самое высокое ее положение. Выступ на нижней поверхности диска зацепляет после полного оборота штифт, прикрепленный к рукоятке *K*. Таким образом, регистрирующая пластинка оказывается зафиксированной в своем наивысшем положении. Надавливанием на рукоятку *K* можно освободить диск, при этом ось мотора начинает раскручиваться и пластинка опускается. В начале опыта мотор заводят до отказа, и частичное раскручивание во время одного оборота компенсируется очередной заводкой мотора, необходимой для поднятия пластинки. Вследствие постоянства завода скорость опускания в последующих опытах остается той же самой. Надавливание рукоятки *K*, освобождая пластинку, вызывает также «замыкание» тока в первичной катушке. Кроме того, цепь первичной катушки замыкается через размыкательное устройство.

Оно состоит из длинной эбонитовой полоски, приделанной вдоль края держателя регистрирующей пластинки. На нижнем конце этой полосы вделана проводящая полоска из платины, снабженная винтовым зажимом. Перед этой полоской установлен стержень, с контактной точкой, сделанной из платины. Этот стержень можно поднимать или опускать посредством микрометрического винта *A*. При запуске записывающей пластинки, несущей проводящую полосу, первичная цепь размыкается, как только платиновый контакт вступает в соприкосновение с эбонитовой полоской. Это внезапное прекращение тока в первичной цепи приводит к возникновению во вторичной катушке мгновенного размыкательного тока, который проходит через растение. Для того, чтобы этот ток возникал в последовательных опытах всегда при строго определенных заранее положениях пластинки, мы использовали следующее устройство. Записывающая пластинка перемещается вверх и вниз по вертикальному трехгранному штативу. Подвижный штифт, закрепленный на штативе, поддерживает пластинку в определенной точке. Эту точку выбирают с таким расчетом, чтобы в ней при последующем опускании пластинки было нанесено раздражение. Для точной регулировки в первичную цепь включается гальванометр. До тех пор, пока контактный платиновый стержень соприкасается с проводящей полоской, гальванометр будет давать показания. С помощью винтового механизма стержень постепенно поднимают, пока платиновый контакт не соприкоснется с эбонитом. При этом мгновенно исчезают показания гальванометра. Таким образом, можно точно определить точку «размыкания». Затем, потянув за нитку, связанную с плечом балансира писчика, мы отмечаем на пластинке слегка изогнутую линию. Она показывает точное время наложения раздражения. На приводимых здесь записях эта отметка изображена вертикальной чертой. После того, как эта отметка нанесена, подвижный стержень удаляют. Нетрудно понять, что в последующих опытах раздражение будет происходить в определенный момент, соответствующий отметке раздражения

На рис. 66 буквой K' отмечено устройство в виде ключа, которое предотвращает возбуждение растения замыкательным током. К концу одного плеча рычага ключа прикреплен U-образный металлический стержень. Под действием пружины он частично погружается в чашку сортутой. Пока ключ нажат, цепь вторичной катушки разомкнута. Если слегка надавить на ручку K , то произойдет «замыкание» первичной катушки. Но поскольку K' все еще опущено, замыкательный ток оказывается замкнутым накоротко.

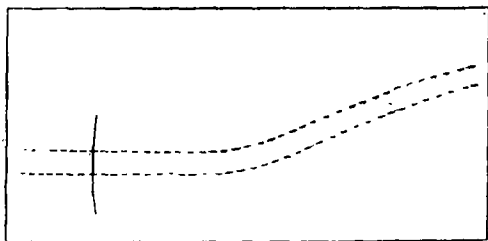


Рис. 67. Две последовательные записи, выявляющие идентичность латентного периода

Регистратор со 100 двойными колебаниями в секунду

При более сильном нажиме на ручку K , K' поднимается и короткое замыкание во вторичной цепи уничтожается. Когда рубильник на опускающейся пластинке осуществляет размыкание цепи, то ток не может отклониться по пути наименьшего сопротивления, и он проходит через растение, возбуждая его.

Все эти процессы протекают в следующей последовательности.

Вращая диск D , поднимаем записывающую пластинку и закрепляем ее в верхнем положении. Надавливая на ручку K , высвобождаем держатель пластинки, и он начинает опускаться. В то же время замыкается первичная цепь и во вторичной цепи индуцируется замыкательный ток. Но этот ток отклоняется устройством для короткого замыкания K' , которое все еще находится в опущенном состоянии. При дальнейшем надавливании на ручку K конец K' поднимается и короткое замыкание уничтожается. Все это совершается в течение одного нажатия на ручку. Во время опускания пластинки в определенный момент, соответствующий отметке раздражения, происходит раздражение растения размыкательным ударом.

Связь катушки с растением можно осуществить с помощью ниток, смоченных разбавленным соевым раствором. Один полюс вторичной катушки подключается к стеблю растения, а смоченная нить, соединенная с другим полюсом, обертывается вокруг подушечки. По ранее изложенным соображениям, иногда бывает предпочтительнее делать этот контакт с глицерином. Соединения устраивают таким образом, что размыкательный ток входит в растение через стебель и выходит через подушечку, которая в этом случае играет роль катода. Позднее станет понятно, почему именно катод должен являться местом приложения раздражения.

Запись, к рассмотрению которой мы перейдем теперь (рис. 67), была получена летом в целях определения латентного периода у *Mimosa*. Раздражение было нанесено в точке, отмеченной вертикальной линией. Первой была получена верхняя запись. Используемый в опыте вибрационный ре-

гистратор был настроен точно на 100 колебаний в секунду. Следовательно, последовательные точки отмечают интервалы в 0,01 сек. Видно, что ответное движение начинается между десятой и одиннадцатой точками, ближе к последней. Таким образом, от раздражения до ответного движения прошло 10,9 интервалов по 0,01 сек. каждый, следовательно, латентный период составляет 0,109 сек. Чтобы проверить, насколько сопоставимы

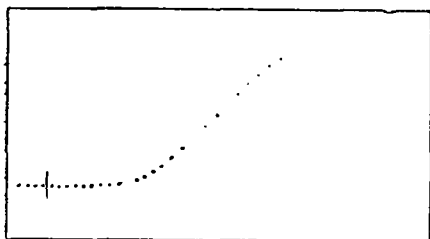


Рис. 68. Запись высоковозбудимого растения, выполненная регистратором со 100 двойными колебаниями на медленно движущейся пластинке

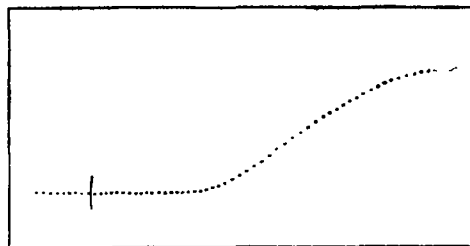


Рис. 69. Запись L у *Mimosa* регистратором со 200 двойными колебаниями

результаты, полученные в последовательных опытах, я получил вторую запись ответа на том же растении *Mimosa*, которое использовалось для получения верхней кривой на рис. 67. После получения первой записи растение 20 мин. находилось в состоянии покоя. Видно, что вторая запись в сущности является точной копией первой. Таким образом, при соблюдении соответствующих предосторожностей в последовательных опытах получаются чрезвычайно постоянные значения величины латентного периода.

Если пластинка будет двигаться очень быстро, то последовательные точки будут располагаться через большие промежутки и мельчайшие интервалы времени будут различимы еще более ясно. Но это имеет тот недостаток, что изгиб кривой, отражающий начало ответного движения, будет менее резким. В результате будет затруднено точное определение начальной точки ответа. Напротив, если движение пластинки будет очень медленным, изгиб кривой станет более резким. Это дает нам возможность более точно определить точку начала ответного движения. Однако теперь промежутки, отмечающие время, станут более сжатыми. Это можно видеть на другой записи, полученной на сильном растении (рис. 68). В этом случае число интервалов равно восьми. Следовательно, латентный период составляет 0,08 сек. Тесное расположение точек не представляет в этом случае каких-либо трудностей, поскольку с помощью увеличительного стекла очень легко можно сделать необходимые подсчеты.

Для определения латентного периода у растений вполне достаточна точность порядка сотой секунды. Но это ограничение можно легко преодолеть. Как пример этого приводится запись (рис. 69), выполненная другим регистратором, частота которого была на октаву выше, чем у предыдущего, а именно 200 двойных колебаний в секунду. Следовательно, в этом случае последовательные точки разделены интервалами в $\frac{1}{200}$ сек. Уже говорилось, что при замедлении движения регистрирующей пластинки изгиб кривой

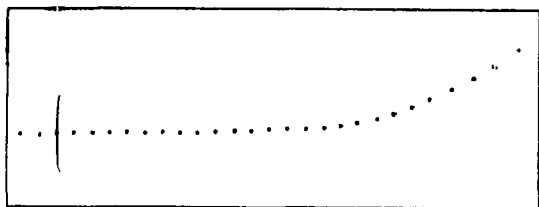


Рис. 70. Предыдущая запись в увеличенном виде

станет более резким, а расстояния между точками сократятся. Но увеличение промежутков между точками можно получить без снижения резкости изгиба. Для этого делают увеличенную фотографическую репродукцию кривой. На следующем рисунке (рис. 70) показана начальная часть записи рис. 69,

увеличенная примерно в три раза фотографическим методом. В этом случае нетрудно измерить, скажем, пятую часть расстояния между двумя последовательными точками, отмечающего интервал в $\frac{1}{200}$ сек. Другими словами, можно произвести расчет с точностью до тысячной доли секунды. В данном случае между раздражением и началом ответа прошло 15,2 интервала. Следовательно, латентный период данного растения составляет 0,076 сек.

Более того, мне удалось сконструировать вибрационный регистратор с частотой 500 колебаний в секунду, что сделало возможным определение интервалов времени меньших, чем тысячная секунды. Эти регистраторы ввиду их исключительной легкости обладали добавочным преимуществом — очень небольшим моментом инерции. Итак, очевидно превосходство, которое дают такие регистраторы по сравнению с теми, которые в настоящее время применяются в физиологии животных. Эти достоинства состоят в следующем: сведение до минимума ошибки, вызванной инерцией, и возможность использования самой записи ответа как хронограммы.

Уже говорилось, что благодаря чрезвычайной легкости вибрационного регистратора можно пренебречь незначительной ошибкой из-за инерции. До какой степени это верно, можно установить из сравнения записей, полученных на одном листе двумя регистраторами различной величины. Если фактор инерции значителен, то два таких определения латентного периода дадут отличающиеся друг от друга результаты. Поэтому я получил две различные записи на одном и том же растении, используя одинаковые раздражения, но варьируя условия записи. Вибратор, использованный в одном случае, был настроен на 50 колебаний в секунду, длина писчика со-

ставляла 12 см. Скорость движения записывающей пластинки была в этом случае сравнительно низкой. Результат приведен на рис. 71. Другая запись (рис. 72) была получена немедленно после первой на том же растении с помощью вибратора, настроенного на 100 двойных колебаний в секунду. Скорость записывающей пластинки была выше, чем в первом случае. Из рис. 71 видно, что интервал времени представлен 8,5 интервалами по 0,02 сек. каждый; таким образом, латентный период (L) составляет 0,17 сек.

Следует отметить, что измерения производились на осеннем растении, у которого латентный период несколько длиннее, чем у летнего.

На второй записи (рис. 72), произведенной с другой скоростью и вибратором, дававшим 100 вибраций в секунду,

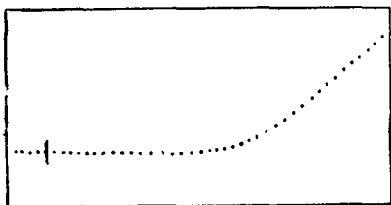
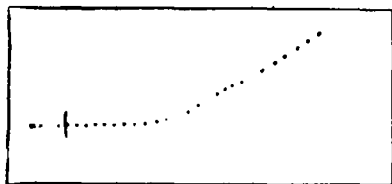


Рис. 71, 72. Две последовательные записи, полученные от одного и того же листа

Верхняя — регистратором с 50 двойными колебаниями на медленно движущейся пластинке; нижняя — регистратором со 100 двойными колебаниями на быстро движущейся пластинке. В обоих случаях латентный период равен 0,17 сек., что доказывает независимость L от способа регистрации

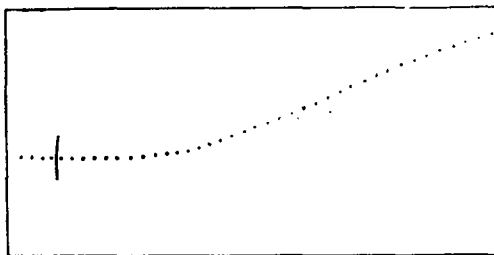


Рис. 73. Запись латентного периода *Neptunia* регистратором с 10 двойными колебаниями

мы находим, что число промежутков равно 17. Латентный период опять получается равным 0,17 сек. Идентичность этих значений говорит о том, что инерция пистчика оказывает очень малое влияние на полученные результаты.

Мы видели, что латентный период подушечки у исследуемого растения

Mimosa при одинаковых условиях является константным. Однако он различается у разных растений и зависит от времени года. У тонких растений латентный период обычно короче, чем у толстых. Возможно, этот факт иллюстрируется с некоторым преувеличением, в случае *Neptunia*, обладающей сравнительно толстыми листьями и подушечкой. Во всех уже рассмотренных случаях ее ответные движения были гораздо более медленными, чем у *Mimosa pudica*. Для определения ее латентного периода я использовал мед-

ленный вибратор с частотой вибрации 10 колебаний в секунду. На рис. 73 видно, что ответное движение началось после шестой точки. Таким образом, латентный период составляет 0,6 сек., т. е. в шесть раз превышает среднюю величину латентного периода у *Mimosa*.

Я проделал более ста различных определений латентного периода у *Mimosa pudica*. Ниже я обобщаю в табличной форме значения, наиболее часто получавшиеся в этих опытах. Растения с латентными периодами короче, чем 0,08 сек., и длиннее, чем 0,12 сек., можно рассматривать как нечто исключительное.

Таблица величин латентного периода у различных растений
Mimosa

Число растений	Величина L, сек.	Число растений	Величина L, сек.
10	0,08	10	0,11
9	0,09		
26	0,10	15	0,12

Самый короткий латентный период, который довелось встретить, был равен 0,06 сек. Он был определен летом, когда температура была особенно высока. Самый длинный латентный период из определенных летом 0,14 сек. У большинства растений латентный период близок к 0,1 сек. Эту величину можно рассматривать как среднюю для летних условий. Зимой и у медлительных растений латентный период может удлиниться примерно в два раза и составляет 0,2 сек.

Выводы

Латентный период у *Mimosa* с большой точностью можно определить с помощью резонирующего регистратора. Он дает возможность измерять интервалы времени короче, чем 0,005 сек.

Ошибка, возникающая в результате инерции, сводится до минимума благодаря чрезвычайной легкости регистратора, используемого для растений. Он примерно в сто раз легче регистратора для мышц.

Оказалось, что последовательно определенные значения латентного периода у одного и того же растения являются константными. Результаты не изменяются при использовании различных регистраторов.

Самый короткий латентный период, определенный у сильного листа *Mimosa* летом, равен 0,06 сек., средняя величина латентного периода составляет 0,1 сек.

Латентный период листа *Neptunia oleracea* составляет 0,6 сек.

Глава X

ВЛИЯНИЕ СИЛЫ РАЗДРАЖЕНИЯ, УТОМЛЕНИЯ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД

*Диффузное раздражение чередующимися ударами — Действие силы
раздражения на латентный период — Влияние оптимального состояния
растения — Действие утомления — Действие температуры*

Теперь я опишу ряд опытов, выполненных для того, чтобы проследить влияние разных внешних воздействий, таких, как сила раздражения, утомление и температура, на латентный период. Способ проведения опыта был следующий: вначале получали запись, дающую величину латентного периода при контролируемых условиях, дальнейшие записи были проведены при тех же условиях, за исключением одного особого фактора, влияние которого должно было быть определено.

Так как некоторые из опытов требовали длительного периода наблюдения, иногда более часа, то стало необходимым устранить источник возможных неточностей, связанных с действием электролитического контакта на возбудимость листовой подушечки. Было показано, что если этот контакт производить через глицерин, то изменения возбудимости листовой подушечки не наступает. Однако лучше пользоваться непрямым раздражением, не помещая на подушечку каких-либо электродов. Так, если один из двух электродов поместить на черешок немного правее подушечки, а другой — на стебель и пропустить несколько быстро чередующихся ударов, то возбуждение возникает на всем участке между электродами.

Это можно хорошо продемонстрировать в опыте с подчерешками *Mimosa*, несущими многочисленные пары чувствительных листовых пластинок. Электрический ток подводится к середине двух соседних подчерешков. При прохождении одиночного индукционного удара в точке, в которой ток покидает растение, т. е. на катоде, возникает возбуждение, которое передается на соседние листья. Этот феномен будет детально разобран в последующей главе. Если затем вместо одиночного удара пропустить через растение несколько быстро чередующихся ударов умеренной силы, то найдем, что возбуждение стало диффузным, так как листья, расположенные между электродами, сокращаются одновременно.

Одновременное возбуждение на всем пути тока можно продемонстрировать в следующем опыте, дающем количественные результаты. Получают две последовательные записи ответа листовой подушечки *Mimosa*, сначала поместив возбуждающие электроды снаружи от подушечки в 10 мм друг от друга, а затем в 80 мм. Расстояние от подушечки до каждого электрода будет в первом случае 5 мм, а во втором — 40 мм. Средняя скорость проведения возбуждения, как мы увидим в

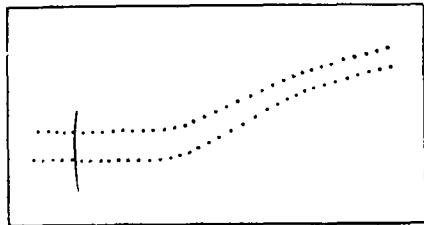


Рис. 74. Одновременное возбуждение на участке между электродами при чередующихся ударах

В верхней записи расстояние между электродами — 1 см, в нижней — 8 см

следующей главе, составляет летом приблизительно 16 мм/сек. Если возбуждение возникает не одновременно на всем участке между электродами, а носит локальный характер, возникая в точках приложения электродов, то можно ожидать, что периоды времени между началом раздражения и видимым ответом будут сильно отличаться друг от друга в обоих случаях. В первом случае, когда расстояние от подушечки до каждого электрода равно 5 мм, можно ожидать, что задержка ответа будет составлять примерно 0,3 сек. Во втором случае, когда расстояние от подушечки до каждого электрода равно 40 мм, можно ожидать, что задержка, вызванная проведением возбуждения, будет составлять приблизительно 2,5 сек.

Однако, если бы возбуждение одновременно охватывало весь участок, то мы бы не обнаружили разницы во времени между обоими случаями. Такое раздражение было бы эквивалентно прямому раздражению, и мы получили бы латентный период порядка 0,1 сек.

Я привожу запись такого опыта (рис. 74). Видно, что при чередующихся ударах возбуждение возникает одновременно, а величина латентного периода не зависит от точек приложения электродов, при условии, что подушечка заключена между ними. Верхняя из двух записей получена, когда электроды были удалены друг от друга на 10 мм, а нижняя, когда они были на расстоянии 80 мм. Видно, что латентный период в обоих опытах один и тот же, а именно: 0,08 сек., что согласуется с величинами, полученными в других опытах. Если бы раздражение было неодновременным, то эта величина увеличилась бы по крайней мере до 0,3 или 2,5 сек. в соответствующих случаях. Совпадение результатов в обоих случаях показывает, что латентный период, который мы измеряем, является постоянным фактором.

Обычно для получения чередующихся ударов я использовал катушку Румкорфа. При этом пружинный вибратор был приспособлен так, чтобы давать 100 прерываний в секунду. Это вызывало во вторичной цепи 200 пре-

рывающихся ударов в секунду, из которых было 100 замыкательных и 100 размыкательных чередующихся ударов.

Для того, чтобы подвергнуть растение кратковременному действию чередующихся ударов определенной продолжительности и в определенные моменты, используется описанный выше скользящий прерыватель с соответствующими модификациями. Вертикально скользящая контактная пластинка изготавливается из полосы платины и узкой эбонитовой полосы, служащей прерывателем. Скользящая пластинка и контактный стержень замыкают вторичную цепь, за исключением того короткого интервала, когда узкая полоса эбонита размыкает цепь. Именно во время этого определенного интервала растение подвергается действию чередующихся ударов. Ширина эбонитовой пластинки подбирается такой, при которой продолжительность удара составила приблизительно 0,05 сек. За это время растение получит 10 чередующихся ударов — 5 замыкательных и 5 размыкательных. Можно сделать приспособление, которое позволит изменить продолжительность удара. Это приспособление состоит из прямоугольного треугольника, сделанного из эбонита и вмонтированного в металлическую пластинку вместо эбонитовой полосы. Основание треугольника укрепляется горизонтально. Затем, перемещая стержень справа налево, можно постепенно сокращать продолжительность замыкания цепи.

Отметка *начала* раздражения производится обычным образом, и в последующих опытах раздражение начинается в один и тот же момент. Продолжительность раздражения также является постоянной. Следует помнить, что в этих опытах мы должны определять влияние изменения одного фактора при неизменности прочих. Таким образом, мы должны в каждом случае производить одну запись в стандартных условиях и одну или больше — в измененных.

Влияние силы раздражения

Серии опытов, описанные ниже, были повторены по крайней мере 12 раз каждая и всегда давали одинаковые результаты. Однако я ограничусь приведением двух записей для каждого случая, полученных на разных растениях. Чтобы еще точнее сравнить эти результаты, я производил записи двумя различными регистраторами с частотами колебаний 100 и 50 в секунду.

На рис. 75 приведены две записи, осуществленные регистратором на 100 колебаний, для изучения влияния силы раздражения на латентный период. Нижняя запись была получена при действии минимального раздражения, равного 1. В этом случае латентный период был равен 0,155 сек. В верхней записи мы имеем результат действия максимального раздражения, равного 5. Латентный период в этом случае уменьшился до 0,1 сек.

Взяв другое растение и регистратор на 50 колебаний в секунду, мы имели точно такие же результаты (рис. 76). На нижней из двух записей, полученной при действии минимального раздражения, равного 1, латентный период составляет 0,14 сек. Верхняя запись получена при раздражении, равном 2, что для данного образца является максимумом раздражения, и показывает, что латентный период равен 0,09 сек.

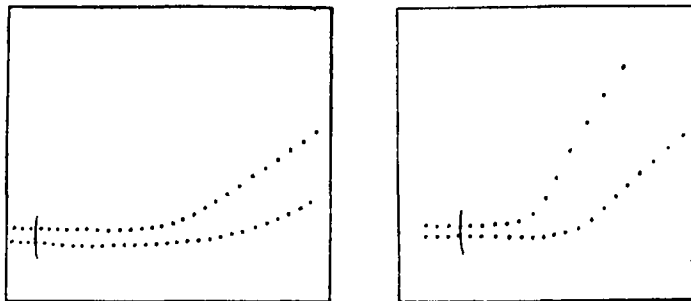


Рис. 75, 76. Влияние силы раздражения на латентный период: в обоих случаях верхняя запись произведена при более сильном раздражении

Интересно отметить, что в обоих случаях — и на рис. 75, и на рис. 76 — большая сила раздражения вызывает ответное движение большой силы, что отражается усилением изгиба кривой и увеличением расстояний между точками.

В табл. 1 показано влияние силы раздражения на латентный период

Таблица 1
Влияние силы раздражения на латентный период

Номер ответа	Сила раздражения	Латентный период, сек.
1	1	0,155
	5	0,10
2	1	0,14
	2	0,09
3	1	0,15
	4	0,11

Таким образом, видно, что с увеличением силы раздражения происходит соответственное сокращение латентного периода. Однако из дальнейших опытов станет ясно, что наступает предел увеличения при достижении максимального уровня раздражения. Дальнейшее увеличение силы раздражения выше этого предела вызывает очень слабое сокращение латентного

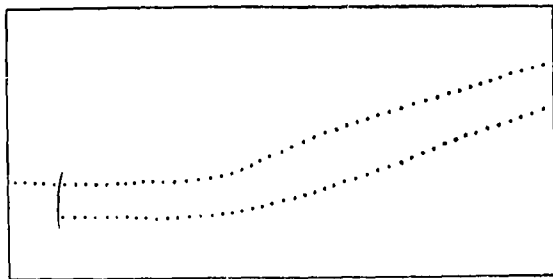


Рис. 77. Постоянство латентного периода при сверхмаксимальном раздражении

Нижняя запись получена при силе раздражения, равной 2; верхняя запись — при силе раздражения 5. Регистратор со 100 двойными колебаниями

периода или вообще не влияет на него. Это видно на рис. 77, в котором приведены две записи, полученные при помощи вибратора с частотой 100 двойных колебаний в секунду. Нижняя из этих записей представляет влияние раздражения с силой 2, которое в данном случае было максимальным. Верхняя была получена при увеличенной силе раздражения, равной 5. В этих двух случаях латентный период практически одинаков, а именно — 0,12 сек.

Здесь следует отметить, что латентный период у растения в оптимальном состоянии очень слабо меняется при изменении силы раздражения. Мы также видели, и это следует запомнить, что амплитуда ответа у такого растения очень мало зависит от силы раздражения.

Влияние утомления

Оказалось, что последовательные величины латентного периода будут постоянными, если интервал покоя будет достаточным, чтобы обеспечить полное протоплазматическое восстановление. Было обнаружено, что период, необходимый для полного восстановления, занимает летом около 20—25 мин. Если этот интервал сократить, то действие утомления проявится в удлинении латентного периода. Если это укорочение продолжать, то двигательная возбудимость на время уничтожится. Я привожу две записи, которые демонстрируют удлинение латентного периода вследствие утомления.

Процедура была такова: вначале произвели нормальную запись на свежем растении при максимальной силе раздражения, равной 3. Раздражение такой силы всегда в состоянии вызвать сокращение. Для того, чтобы получить эффект утомления, вторую запись производят только после 15-минутного периода отдыха. На верхней записи (частота колебаний равна 100) мы имеем нормальную величину L , равную 0,11 сек. Нижняя запись показывает удлинение латентного периода до 0,16 сек. вследствие утомления (рис. 78).

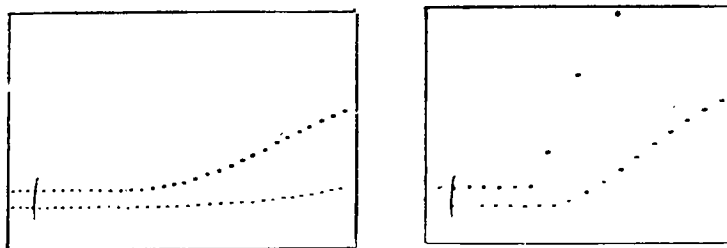


Рис. 78, 79. Влияние утомления

Опыты были повторены с другими растениями при частоте вибрации писчика, равной 50 колебаниям в секунду. Запись (рис. 79) снова показывает удлинение латентного периода при утомлении от нормальной величины, равной 0,1 сек., до 0,14 сек. Влияние утомления проявляется также в сравнительной слабости ответного движения. Ответная кривая свежего образца отклоняется почти вертикально, и последовательные точки далеко отстоят друг от друга. В ответе утомленного образца наблюдается большое отличие в обоих отношениях.

Ниже я привожу в виде таблицы данные, демонстрирующие результаты разных опытов по действию утомления (табл. 2).

Таблица 2

Действие утомления на латентный период

Номер ответа	L у свежего образца, сек.	L' при утомлении, сек	Номер ответа	L у свежего образца, сек	L' при утомлении, сек,
1	0,11	0,16	4	0,11	0,17
2	0,10	0,14	5	0,08	0,13
3	0,10	0,22	6	0,11	0,15

Действие температуры

Действие температуры на латентный период показано на следующих двух записях (рис. 80, 81). На рис. 80 мы имеем три ряда записей, полученных при 100 двойных колебаниях писчика и соответственно при трех разных температурах: 23, 28 и 33°С и одинаковой силе раздражения, равной 2. Нужная температура поддерживалась с помощью термической камеры, нагревавшейся электрическим способом. На нижней записи, при температуре 23°, латентный период равен 0,165 сек. На средней записи при 28° обнаруживается уменьшение его до 0,125 сек. И, наконец, при 33° происходит дальнейшее уменьшение до 0,065 сек.

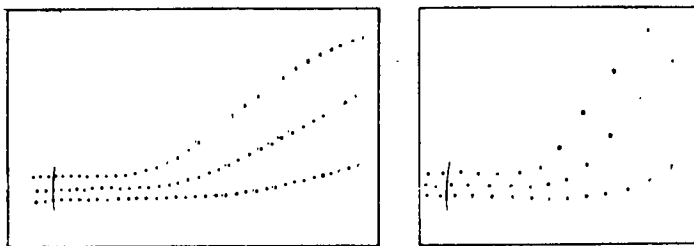


Рис. 80, 81. Влияние температуры

На рис. 81 эти результаты подтверждаются записями, полученными на другом растении при силе раздражения, равной 2, и частоте вибрации писчика, равной 50 двойным колебаниям. Три записи получены соответственно

Таблица 3

Влияние температуры на латентный период

Номер ответа	Температура, °С	Латентный период, сек
1	23	0,165
	28	0,125
	33	0,065
2	24	0,140
	29	0,102
	33	0,070
3	20	0,190
	25	0,10
	31	0,08

при температурах 24, 29 и 33°С. Здесь также наблюдается укорочение латентного периода при подъеме температуры. Нижняя из записей получена при 24°, латентный период равен 0,14 сек. На следующей, полученной при 29°, мы видим уменьшение до 0,102 сек. И, наконец, на верхней записи, полученной при 33°, латентный период равен только 0,07 сек.

На этих записях ясно видно увеличение силы ответного движения при подъеме температуры. Таким образом, латентный период уменьшается с подъемом температуры.

Табл. 3, дает результаты некоторых опытов по влиянию температуры на латентный период.

В ы в о д ы

Чередующиеся электрические удары умеренной силы вызывают одновременное возбуждение на участке между электродами.

Латентный период в основном укорачивается при увеличении силы раздражения. При силе раздражения выше максимальной дальнейших изменений не происходит.

При оптимальном состоянии растения латентный период одинаков как при слабом, так и при сильном раздражении.

Утомление удлиняет латентный период.

Латентный период укорачивается при повышении температуры.

Глава XI

СКОРОСТЬ ПРОВЕДЕНИЯ ИМПУЛЬСА У РАСТЕНИЙ

Определение проводимого возбуждения посредством электрических изменений — Специальная ткань для проведения возбуждения — Гидромеханическая теория проведения раздражения — Распространение изменения возбужденной протоплазмы — Физиологическая проба — Автоматическая регистрация периода проведения — Условия для получения постоянной скорости — Определение скорости проведения у Mimosa — Дифференциальный метод определения скорости — Постоянство результатов — Табличное обобщение данных разных определений скорости — Действие силы раздражения на скорость проведения — Воздействие на субтоническую ткань и на ткань в оптимальном состоянии — Последствие раздражения и увеличение проводимости — Действие оптимального состояния — Нарушающее действие утечки возбуждающего тока — Действие утомления — Влияние температуры — Скорость проведения у Biophytum и Averrhoa — Направление предпочтительного проведения

До сих пор мы рассматривали реакцию тканей, которая выражала состояние возбуждения в виде двигательного ответа. Это касается листовой подушечки в случае растений и мышц в случае животных. У животных к тому же мы встречаемся с определенными проводящими тканями, по которым изменения протоплазмы при возбуждении передаются на расстояние. Если такой нерв подходит к сократительной мышце, то проведение возбуждения находит видимое выражение в сокращении этой мышцы.

Теперь мы подошли к вопросу: существует ли проведение возбуждения у растений, и если да, то имеется ли у них специальная проводящая ткань, соответствующая нерву животного, для передачи этого возбуждения? Так как проведение возбуждения зависит от распространения изменений протоплазмы, то, следовательно, эта проводящая ткань должна характеризоваться определенной непрерывностью. Если растение и обладает какой-либо тканью, аналогичной нерву, то она должна находиться в сосудисто-волокнутом пучке.

В нервно-мышечном препарате проводимое возбуждение определяется по сокращению мышцы. Даже при отсутствии какого-либо терминального

сократительного органа мы можем определить прохождение возбуждения с помощью электрического метода. Известно, что возбуждение в ткани проводится электрическими изменениями, которые можно обнаружить по отрицательному отклонению стрелки гальванометра. Если мы присоединим гальванометр к двум точкам нерва, а в третьей отдаленной точке будем наносить раздражение, то возбуждение, идущее от точки раздражения, в определенный момент будет обнаружено отклонением стрелки гальванометра.

Подобная электроотрицательность, вызванная прохождением возбуждения, передается на расстояние и через некоторые растительные органы. Ткани стебля и черешка, содержащие сосудисто-волокнистые пучки, обладают хорошей проводимостью возбуждения. Индифферентные ткани в листьях и клубнях обладают слабой способностью к проведению. В этих случаях возбуждение носит более или менее местный характер. Паренхима листа является, таким образом, плохим проводником, тогда как средняя жилка листа и жилки второго порядка хорошо проводят возбуждение. В стебле также обнаруживается большое различие в проводимости между сосудисто-волокнистым пучком и основной тканью [24].

Таким образом, результаты электрического исследования подтверждают вывод о том, что растения обладают проводящей тканью, с помощью которой возбуждение передается на расстояние.

Однако до настоящего времени преобладает мнение, что у таких растений, как *Mimosa*, существует слабое гидромеханическое проведение, а не проведение истинного возбуждения, как в нерве животного. То, что этот вывод ошибочен, будет видно из результатов разных исследований, которые будут подробно описаны в следующих главах. Во всех исследованиях определение скорости проведения осуществлялось с высокой точностью. Для того, чтобы избежать ошибки, связанной с субъективным фактором, желательно, чтобы все определения выполнялись автоматически и регистрация велась самим растением. В результате этого мы сможем определять по записям с равной точностью не только нормальную скорость, но и ее изменения, вызванные сменой условий.

В этом месте возникает вопрос: с какой степенью точности можно определить нормальную скорость передачи? И насколько постоянна эта скорость в последовательных опытах при нормальных условиях? В связи с этими вопросами могут возникнуть некоторые опасения. Можно предположить, что количество факторов, которые будут нарушать постоянство скорости, по всей вероятности, будет велико. Во-первых, мы можем получить изменение возбудимости в точке приложения раздражения, вызванное самим раздражением. Поэтому мы должны найти максимальную силу раздражения, которая не вызывает утомления или других нарушающих изменений в ткани. Другое положение, которое следует учитывать, — это уже обсуждавшийся в предыдущих главах вопрос о том, можем ли мы в последова-

тельных опытах прилагать раздражения равной силы и продолжительности. Пока это условие не будет выполнено, мы не можем ожидать постоянства результатов, поскольку скорость проведения может до некоторой степени зависеть от силы раздражения. Подобно этому, если предположить, что передача возбуждения объясняется изменениями в протоплазме, то нужно после каждого раздражения давать определенное время для восстановления протоплазмы. Без этого интервала восстановления едва ли можно ожидать постоянства результатов.

Лишь после долгих исследований, некоторые из них я опишу в настоящей главе, я смог обнаруживать и устранять эти различные источники изменений. Но даже после этого я никоим образом не мог заранее гарантировать постоянство получаемых результатов. При последовательных измерениях у одного растения времени проведения возбуждения через проводящую ткань определенной длины оказалось, что результаты не отличаются друг от друга больше, чем на $\frac{1}{20}$ секунды, а часто бывают совсем идентичны.

Определение скорости проведения

Для этих исследований я преимущественно использовал черешок *Mimosa*, поскольку в нем проводящие пути, расположенные в сосудисто-волокнистом пучке, более непрерывны и равномерны, чем в ветвящемся образце. Чтобы определить скорость проведения, раздражение, наносимое индукционным ударом, прилагалось к черешку на расстоянии d от реагирующей листовой подушечки. Примем t за истинное время проведения возбуждения до подушечки. Однако начало ответного движения будет задержано из-за латентного периода L подушечки. Общее время, проходящее между приложением раздражения и началом ответа, будет, следовательно, равно истинному времени t плюс латентный период L . Чтобы получить истинное время, мы должны вычесть латентный период из полученного времени T ; таким образом, $t = T - L$. Скорость проведения получается после деления расстояния на истинное время. Следовательно, необходимыми данными являются расстояние между местом раздражения и подушечкой, время, проходящее между приложением раздражения и началом ответа, и латентный период данной подушечки.

Для этих определений использовался тот же прибор, что и для определения латентного периода. Поскольку в этих опытах мы должны измерить время порядка нескольких секунд, регистрирующая пластинка опускалась со сравнительно небольшой скоростью — 2 см/сек или около этого. Вибрационный регистратор должен быть подобран в соответствии с требуемой точностью. Для целей этого исследования достаточным оказалось измерение промежутков времени порядка $\frac{1}{10}$ или $\frac{1}{12}$.

Сначала мы сделали серию опытов с непрямым раздражением. Два

электрода E и E' , соединенные со вторичной катушкой, помещались по разным сторонам подушечки на расстоянии 10 мм друг от друга. Ближайший электрод E был удален на расстояние d от подушечки. Регистрирующая пластинка в процессе движения замыкала первичную цепь индукционной катушки на определенное время — около $\frac{1}{12}$ сек. При этом растение получало определенное количество чередующихся ударов. Раздражение всегда давалось в определенный момент движения пластинки. Поскольку

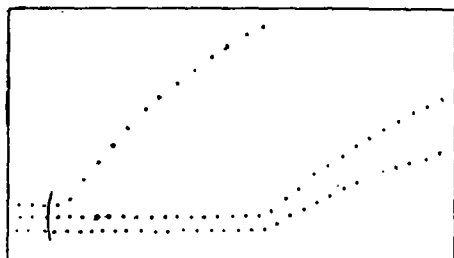


Рис. 82. Определение скорости проведения возбуждения у *Mimosa*

Две нижние записи получены при нанесении раздражения на расстоянии 30 мм от подушечки; верхняя запись — при прямом раздражении для выявления латентного периода. Регистратор с 10 двойными колебаниями

последовательные записи на одной и той же пластинке всегда начинались от одного уровня, вертикальная линия на записи показывает момент нанесения раздражения. После получения одной или нескольких записей действия непрямого раздражения производили добавочную запись действия прямого раздражения. Это давало величину латентного периода данного экземпляра растения.

Прежде чем продолжить изложение, я должен указать на необходимость специальных предосторожностей по изолированию электродов, соединенных со вторичной катушкой. Если один из них случайно касается стола, тогда даже если соединения сделаны для непрямого раздражения, часть

тока пройдет сквозь цветочный горшок, в который помещено растение, и подушечка получит прямое раздражение этим током утечки. В моих исследованиях прошло некоторое время, прежде чем я обнаружил, что аномальные результаты связаны с этим, на первый взгляд, неожиданным источником затруднений. Чтобы преодолеть эту трудность, цветочный горшок нужно поместить на подставку из эбонита, электроды также должны быть тщательно изолированы с помощью эбонитовых палочек.

Теперь я продолжу рассмотрение записей, полученных с помощью описанных выше устройств. Экземпляр *Mimosa*, использованный в опытах, которые я собираюсь описать, был очень сильным. Расстояние от подушечки до места, в котором наносилось раздражение, составляло 30 мм, а сила раздражения была 3 единицы. Частота вибрационного регистратора составляла 10 колебаний в секунду. Следовательно, расстояние между двумя любыми последовательными точками на записи представляет интервал в 0,1 сек., а на самой записи нетрудно различить интервалы даже в $\frac{1}{5}$ сек. Нижняя из трех записей на рис. 82 представляет результаты первого опыта. Видно, что промежуток между раздражением и началом ответа состоит из

16,2 интервала, каждый из которых равен 0,1 сек. Поэтому общее время T составляет 1,62 сек. По прошествии времени, необходимого для полного восстановления проводимости, была получена вторая запись в тех же условиях, на той же пластинке. Минимальное время, необходимое для восстановления, варьирует от 15 до 20 мин. в зависимости от состояния растения и времени года. Видно, что интервал времени в этом случае тот же, что и раньше, а именно — 1,62 сек. Третья запись была получена при прямом раздражении, и на ней можно заметить, что латентный период составляет 0,12 сек. Таким образом, скорость проведения, полученная в обоих этих опытах, идентична, а именно:

$$t = 1,62'' - 0,12'' = 1,5''$$

$$v = \frac{d}{t} = \frac{30}{1,5} = 20 \text{ мм/сек}$$

Дифференциальный метод

Чтобы проверить постоянство этих результатов более строгим методом, я видоизменил опыт, используя *дифференциальный метод*. Сперва раздражение наносилось на расстоянии d от реагирующей подушечки, и при этом измерялось общее время T . В следующем опыте расстояние от точки раздражения до подушечки сокращалось до d_1 и обычным образом производилось измерение общего времени. И, наконец, производилась запись при прямом раздражении. Это давало значение латентного периода L .

Видно, что здесь мы имеем три различные группы данных для определения абсолютного значения скорости проведения. По двум из них мы обычным образом выводим величину скорости из показателей расстояния, общего времени и латентного периода. В третьей группе данных знания L не требуется, поскольку видно, что разница во времени проведения $T - T_1$, наблюдавшаяся в первых двух случаях, представляет собой время, за которое возбуждение проходит расстояние между d и d_1 . Следовательно, мы получим три отдельных определения: v_1 , v_2 и v_3 у одного образца:

$$v_1 = \frac{d}{T-L}; \quad v_2 = \frac{d_1}{T_1-L}; \quad v_3 = \frac{d-d_1}{T-T_1}.$$

Это проверка постоянства результатов надежна в тех пределах, в которых величины v_1 , v_2 и v_3 сопоставимы друг с другом.

В опытах, выполненных таким способом, сила раздражения была равна 3 единицам, а вибрационный регистратор имел частоту колебаний 10 в секунду. В первом опыте точка приложения раздражения находилась на расстоянии 30 мм; общее время было равно 1,9 сек. В следующем опыте расстояние было уменьшено наполовину, т. е. равно 15 мм, а общее время составляло 1 сек. И, наконец, латентный период, определенный при прямом

раздражении, был равен 0,08 сек. (рис. 83). Итак,

$$v_1 = \frac{30}{1,9-0,08} = 16,4 \text{ мм/сек}$$

$$v_2 = \frac{15}{1-0,08} = 16,3 \text{ мм/сек}$$

$$v_3 = \frac{15}{1,9-1} = 16,6 \text{ мм/сек}$$

Таким образом, видно, что три результата, полученные по независимым данным, чрезвычайно сходны. Они содержат очень веские доказательства не только точности метода, но также и постоянства скорости у данного растения при неизменности внешних условий.

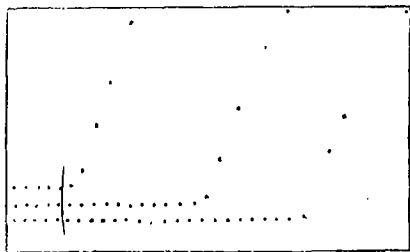


Рис. 83. Определение скорости дифференциальным методом

Записи снизу вверх соответственно отражают ответ на раздражители, нанесенные на расстоянии 30, 15 мм и непосредственно на подушечку. Регистратор с 10 двойными колебаниями

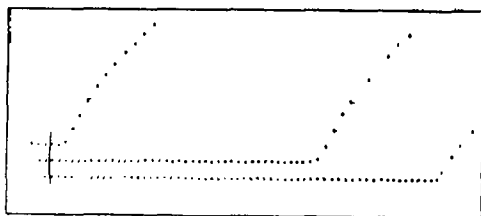


Рис. 84. Определение скорости дифференциальным методом

Одинаковые раздражители наносились на расстоянии 30, 20 мм и непосредственно на подушечку. Регистратор с 20 двойными колебаниями

Было установлено, что точность этих измерений времени может быть увеличена до любой степени. Для того чтобы продемонстрировать этот факт, а также показать высокое постоянство определений, я приведу другой ряд записей, полученных у другого экземпляра (рис. 84). Скорость проведения определялась *дифференциальным методом*. В этом случае использовался новый самописец с частотой колебаний 20 в секунду. Следовательно, расстояние между двумя последовательными точками соответствовало интервалу времени в $\frac{1}{20}$ сек. Сила раздражения снова была равна 3. На нижней записи даны результаты, полученные при наложении раздражения в 30 мм от отвечающей листовой подушечки. Общее время T равно здесь 2,9 сек. Следующая запись дает нам результаты, полученные при наложении раздражения на расстоянии 20 мм, а общее время T_1 равнялось

1,985 сек. Третья, самая верхняя запись получена при прямом раздражении и дает величину латентного периода, равную 0,085 сек. Итак,

$$v_1 = \frac{30}{2,9-0,085} = 10,7 \text{ мм/сек}$$

$$v_2 = \frac{20}{1,985-0,085} = 10,53 \text{ мм/сек}$$

$$v_3 = \frac{10}{2,9-1,985} = 10,9 \text{ мм/сек}$$

Таким образом, видно, что если принять описанные выше меры предосторожности, то можно получить очень сходные значения скоростей проведения.

Можно сказать, что скорость проведения в черешке *Mimosa* является постоянной для данного растения, но подвергается изменениям у разных экземпляров. Она также подвержена изменениям в зависимости от времени года. Зимой скорость сильно понижена. Самая высокая скорость, полученная мной летом у черешка *Mimosa*, была равна 30 мм/сек. Самая низкая, у слабого растения может равняться всего 4 мм/сек.

В табл. 1 даны результаты, полученные в 25 определениях у различных экземпляров. В каждом случае применялось максимальное раздражение.

Таблица 1

Определение скорости проведения возбуждения у различных растений *Mimosa*

Номер ответа	Разд- раже- ние	Рассто- яние, мм	Истинное время, сек.	Скорость, мм/сек	Номер ответа	Разд- раже- ние	Рассто- яние, мм	Истинное время, сек.	Скорость, мм/сек
1	3	30	1	30	14	3	25	1,6	15,6
2	3	40	1,4	28,6	15	3	40	2,7	14,8
3	3	20	0,76	26,3	16	3	40	2,8	14,3
4	3	20	0,8	25	17	3	40	3,0	13,3
5	3	40	1,7	23,6	18	3	30	2,32	13,0
6	3	30	1,3	23	19	3	30	2,64	11,4
7	3	30	1,4	21,5	20	3	30	2,96	10
8	3	15	0,7	20	21	3	20	2,1	9,5
9	3	30	1,6	18,8	22	3	20	2,4	8,3
10	3	30	1,7	17,6	23	3	40	5,4	7,4
11	3	40	2,4	16,7	24	3	20	3,3	6,0
12	3	15	0,7	16,6	25	3	10	2,3	4,3
13	3	30	1,9	16,3					

Теперь, когда мы можем точно определять скорость проведения, мы перейдем к изучению действия различных агентов на проведение. И в первую очередь мы должны ответить на важный вопрос: зависит ли скорость проведения от силы раздражения. В соответствующем случае для проводящего нерва животного единой точки зрения нет. Некоторые исследователи нашли, что скорость независима от силы. Другие, напротив, обнаружили, что скорость проведения возрастает с увеличением силы раздражения до тех пор, пока при очень сильном раздражении она не становится неизменной. Результаты, которые я здесь опишу, возможно, прояснят этот спорный вопрос. Можно сказать, что результаты измерений до некоторой степени зависят от состояния проводящей ткани.

Если растение находится в угнетенном состоянии, увеличение силы раздражения будет сопровождаться увеличением скорости проведения. Кроме того, оказалось, что раздражение умеренной силы оставляет в качестве последствия повышенную проводящую способность. Например, раздражение может повысить проводимость ткани, находившейся в состоянии депрессии. В этих фактах обнаруживается заметное сходство с тем, что уже было отмечено в отношении амплитуды ответа в субтоническом состоянии. В том случае мы видели, что увеличивающаяся сила раздражения приводила к увеличению амплитуды ответа. Затем мы видели, что после раздражения проявляется возрастание возбудимости как последствие, так что повторение идентичного раздражения вызывает ответ с повышенной амплитудой.

Действие увеличения силы раздражения

Возвращаясь к экспериментальному исследованию влияния силы раздражения на скорость проведения, приведем группу записей, полученных на ткани, находившейся в слегка угнетенном состоянии (рис. 85). Расстояние до точки приложения раздражения — 20 мм — сохранялось постоянным, а сила раздражения в последовательных опытах изменялась. Вибрационный регистратор имел 10 колебаний в секунду. Самая нижняя запись — результат действия раздражения силой 0,5. Видно, что общее время проведения составляет 2,1 сек. Истинное время получено вычитанием из этого значения латентного периода, средняя величина которого составляла приблизительно 0,1 сек. На практике использование этой средней величины в качестве латентного периода не влечет за собой значительной ошибки, поскольку его вариации очень невелики и составляют величины порядка сотых секунды. Истинное время, потребовавшееся для проведения, составляет, таким образом, 2 сек. при силе раздражения 0,5.

Следующая запись дает результат действия раздражителя силой 4, т. е. усиленного в 8 раз по сравнению с исходной величиной. Было обнаружено, что общее время сократилось до 1,6 сек. и, таким образом, истинное

время после вычитания латентного периода составит 1,5 сек. Скорость при увеличенной силе раздражения, таким образом, повысилась в отношении 2:1,5, т. е. на 33%. Чтобы выяснить, имеется ли какое-либо последствие раздражения, была произведена еще одна запись с силой раздражения 0,5. Из третьей записи видно, что для проведения возбуждения практически потребовалось то же время, что и в случае предыдущих сильных раздражений. Это показывает, что эти раздражения сделали ткань более проводимой и что это свойство проявляется в известных пределах. Чтобы дальше проверить это заключение, была получена четвертая запись, когда сила раздражения была снова увеличена до 4. Видно, что время проведения здесь такое же, как и в случае слабого раздражения.

Из этих опытов можно заключить, что, если ткань находится в угнетенном или субтоническом состоянии, скорость проведения повышается с увеличением силы раздражения. Это, однако, достигает предела при максимальной величине раздражения около 3 единиц.

Табл. 2 дает результаты двух групп опытов по действию повышенной силы раздражения на скорость проведения.

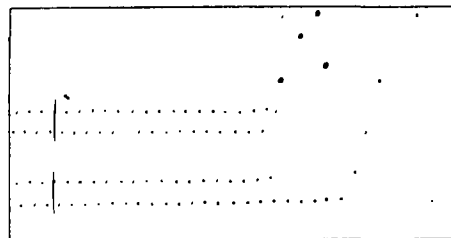


Рис. 85. Влияние силы раздражения на скорость и его последствие

Нижняя запись получена при раздражении 0,5; следующая — при раздражении 4. Скорость возросла при усилении раздражения. На двух верхних записях видно увеличение проводимости при силе 0,5 и 4 после предварительного раздражения. Скорость высока и практически одинакова в обоих случаях

Таблица 2

Влияние силы раздражения на скорость проведения у субтонических растений

Номер ответа	Раздражение	Скорость, мм/сек
1	0,5	10
	4	13,3
2	0,5	5,9
	2,5	8,3

Способность раздражения повышать проведение возбуждения в субтонической ткани может быть хорошо прослежена на растениях *Mimosa*, находящихся в угнетенном состоянии.

В этих опытах видно, что сначала раздражение, наложенное на черешок, не проводится. Если, однако, наложить то же раздражение вновь после, скажем, 15-минутного интервала, возбуждение, которое в предыдущем опыте не проводилось, достигнет подушечки и вызовет ответное опускание листа. Таким образом раздражение придаст ткани проводимость.

Действие оптимального состояния

Мы видели, что если ткань находится в благоприятном тоническом состоянии, то разница между минимальным и максимальным возбуждением постепенно исчезает. Так, слабое раздражение вызывает такую же амплитуду ответа, что и максимальное раздражение. Можно предположить, что такое явление обнаружится и в случае проводимости, т. е. даже при изменяющейся силе раздражения скорость проведения стремится к постоянству, если ткань находится в благоприятном тоническом состоянии.

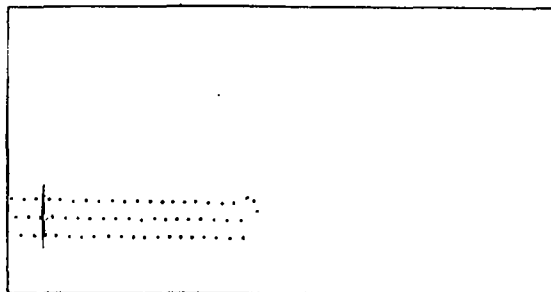


Рис. 86. Влияние оптимального состояния на скорость
Температура поддерживалась на уровне 30°C ; записи получены при
раздражениях 0,5 (нижняя), 2 (верхняя) и еще раз 0,5 (средняя). Скорость практически была одинаковой

Для того чтобы проверить это, я попытался действовать раздражением разной силы на растение, находившееся в благоприятном тоническом состоянии. Мы уже наблюдали повышение возбудимости растений при подъеме окружающей температуры до 30°C или около этого. Это достигалось заключением опытного растения в термическую камеру, в которой поддерживалась постоянная температура, например 30° . Точка раздражения находилась на расстоянии 30 мм от подушечки, а частота вибрационного регистратора, использовавшегося в опыте, равнялась 10 колебаниям в секунду.

На нижней из трех записей, представленных на рис. 86, использовалось раздражение силой 0,5. Следующая запись, верхняя на рисунке, получена

при раздражении, равном 2, т. е. в четыре раза большем, чем сила первого раздражения. Время проведения в этом случае такое же, как и при слабом раздражении. Третья, средняя запись получена при раздражении первоначальной слабой силы, равной 0,5. Из результатов видно, что эти последовательные опыты с изменением силы раздражения дают практически одинаковые данные относительно скорости проведения, — порядка 20 мм/сек.

Эти опыты подтверждают заключение о том, что если растение находится в оптимальном состоянии, то скорость проведения практически постоянна, даже при изменении силы раздражения. В обычных обстоятельствах скорость увеличивается с возрастанием силы раздражения, но до определенного предела.

Нарушающее действие утечки тока

При использовании раздражения очень большой силы — от 15 до 20 единиц — наблюдается внезапное увеличение нормальной скорости. В этих условиях продолжительность времени между раздражением и ответом была равна латентному периоду. Следовательно, скорость проведения была бесконечно малой. Далее, мы обратили внимание на тот факт, что вместо постепенного и непрерывного увеличения скорости при увеличении раздражения происходило внезапное и резкое увеличение при определенной высокой силе раздражения.

Это поддерживает заключение о том, что в этом случае раздражение становится прямым благодаря утечке тока при относительно высоком напряжении.

Действие утомления

Здесь следует отметить, что очень сильное раздражение вызывает утомление, результатом которого является уменьшение скорости проведения в последовательных опытах. Действие утомления также можно наблюдать и при раздражении умеренной силы, если сократить период для отдыха между двумя раздражениями. Летом период полного восстановления проводимости составляет около 15 мин. Зимой тот же процесс требует от 20 до 25 мин. На рис. 87 представлены две записи, показывающие уменьшение скорости при утомлении. Верхняя из двух записей получена на свежем растении: расстояние от точки раздражения было равно 10 мм, а сила раздражения была равна 2. Следующая, нижняя запись получена после неполного периода восстановления, а именно, через 10 мин. Видно, что утомление увеличивает время проведения возбуждения. Это увеличение в основном происходит за счет проводимости и только частично за счет латентного периода. Изменение латентного периода сравнительно невелико, оно составляет, как уже говорилось, величину порядка сотой доли секунды. На свежем ра-

Таблица 3

Действие утомления на скорость проведения

Номер ответа	Скорость у свежего растения, мм/сек	Скорость при утом- лении, мм/сек
1	7,6	5,9
2	30	19

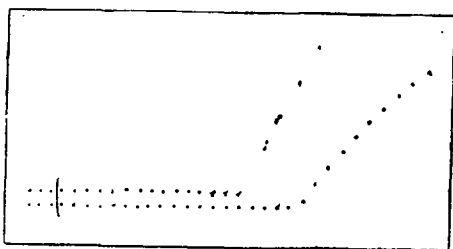


Рис. 87. Влияние утомления

Верхняя запись получена от свежего растения,
нижняя — при утомлении

стении величина латентного периода равна 0,1 сек., а время проведения возбуждения на расстоянии в 10 мм равно 1,32 сек. Если растение утомлено, то время проведения на то же расстояние увеличивается до 1,7 сек. (табл. 3).

Действие утомления находит интересное отражение на самих записях ответных движений. Видно, что на верхней записи, полученной на свежем растении, движение было энергичным. Это следует из сравнительно резкого подъема кривой

и расстояний между последовательными точками, выражающих количество движения в течение 0,1 сек. Нижняя кривая обнаруживает заметное несходство с верхней в обоих этих отношениях.

Действие температуры

Если явление проведения у растений есть одно из изменений протоплазмы, то любой фактор, который вызывает физиологические изменения, должен соответственно оказывать влияние на его скорость. Физиологические изменения обнаруживаются при изменении температуры. Если бы распространение возбуждения было обусловлено гидростатическим фактором, то изменение температуры не могло бы оказать на него видимого влияния. Таким образом, точное определение влияния температуры на скорость проведения приобретает важное значение для изучения возбудительной или механической природы проводимых изменений.

Теперь представим количественные результаты изменений проводимости под влиянием температуры. В термической камере поддерживалась температура, необходимая растению. Использовалось либо охлаждающее устройство, либо электрическое приспособление для нагревания, которое описы-

валось раньше. На рис. 88 даны записи проведения возбуждения при трех температурах: 22, 28 и 31°С. Эти опыты выполнялись зимой в Калькутте, когда температура в комнате была 22°. Таким образом, нормальная скорость проведения благодаря времени года была достаточно низкой. Было приложено раздражение максимальной силы, равное 2, на расстоянии 10 мм от отвечающей точки. Нижняя из трех записей дает нам период проведения при температуре 22°. Следующая запись получена при 28°, а третья, самая верхняя — при 31°. Из этих записей совершенно очевидно вытекает, что скорость проведения увеличивается с повышением температуры. Период проведения, полученный при 22°, равен 2,94 сек.; при 28°—1,69 сек., а при 31°—1,2 сек. Мы видели в предыдущих опытах, что латентный период изменяется под влиянием температуры. В данном опыте латентный период при 23° равен 0,165 сек., при 28°—0,12 сек., а при 33°—0,065 сек. Эти изменения весьма незначительны по сравнению с тем общим временем, которое требуется для проведения возбуждения при разных температурах. Следовательно, если в результате этого опыта мы внесем небольшие поправки, связанные с изменениями латентного периода, то скорость проведения при 22° будет составлять

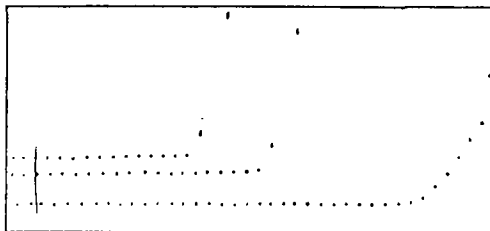


Рис. 88. Влияние температуры на увеличение скорости проведения

Три записи снизу вверх соответственно получены при температурах 22, 28 и 31°С

Влияние температуры на скорость проведения

Таблица 4

Номер ответа	Темпера- тура, °С	Рассто- яние, мм	Истинное время, сек	Скорость, мм/сек	Номер ответа	Темпера- тура, °С	Рассто- яние, мм	Истинное время, сек	Скорость, мм/сек
1 (зим- нийэк- зем- пляр)	22	10	2,93	3,6	3	29,5	20	2,2	9,1
	28		1,59	6,3		30,5		1,7	11,8
	31		1,1	9,0	4	27	10	1,0	10,0
2	23	10	1,5	6,6		30		0,7	14,3
	33		0,8	12,5	5	29	20	2,0	10,0
						32		1,8	11,1
						35		1,5	13,3

3,6 мм/сек, при 28° она возрастет до 6,3 мм/сек, а при 31° станет равной 9 мм/сек. Таким образом, при 31° она в два с половиной раза больше, чем при 22°.

Результаты этого и нескольких других опытов о влиянии температуры на скорость представлены в табл. 4. Необходимо сказать, что действие повышения температуры всегда вызывает увеличение скорости проведения.

Скорость проведения у *Biophytum* и *Averrhoa*

Используя метод, описанный выше, я определил скорость проведения импульса в черешке *Biophytum*, средняя величина которой равнялась приблизительно 2 мм/сек. На рис. 89 представлена запись, полученная у типич-

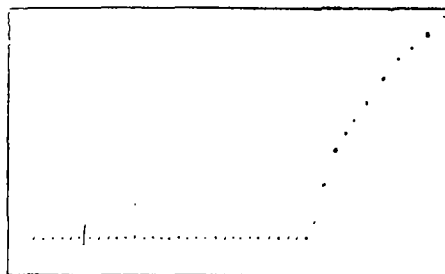


Рис. 89. Запись, демонстрирующая время проведения у *Biophytum*

Последовательные точки наносятся через интервал в 1 сек.

ного экземпляра. Раздражение прикладывалось на расстоянии 50 мм от листовой пластинки. Запись выполнена вибрационным регистратором, который наносил последовательные точки каждую секунду. Мы видим, что ответ наступил через 24,5 сек. после нанесения раздражения. Средняя скорость проведения у *Biophytum* с учетом латентного периода, составляющего 0,4 сек., равна 2,1 мм/сек.

Скорость в черешке *Averrhoa carambola* варьировала от 0,5 до 1 мм/сек.

Направление предпочтительного проведения

В связи с определением скорости проведения возбуждения у *Biophytum* я открыл любопытное явление предпочтительного проведения. Оказалось, что состояние возбуждения передается через проводящий черешок *Biophytum* легче в одном направлении, чем в противоположном. Опыт проводился с использованием листовой пластинки, расположенной посередине черешка

в качестве индикатора движения. Равные раздражения попеременно накладывались на одинаковом расстоянии справа и слева от листовой пластинки. В одном случае волна возбуждения проходила в центростремительном направлении, иначе говоря, по направлению к стеблю или к главной оси растения (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Разница скорости в двух направлениях

Направление	Образец I	Образец II	Образец III
Центростремительная скорость	2,5 мм/сек	2 мм/сек	1,84 мм/сек
Центробежная скорость	4 »	2,9 »	2,2 »

В другом случае возбуждение передавалось к верхушке листа, или в центробежном направлении. Из большого числа опытов, выполненных этим способом, выяснилось, что скорость больше в центробежном направлении.

В ы в о д ы

Используя раздражения постоянной силы и соблюдая необходимые интервалы для отдыха, удалось получить постоянные значения скорости проведения возбуждения в последовательных опытах.

Такие же результаты были получены и при использовании *дифференциального метода* определения скорости проведения. Автоматическая регистрация позволяет измерять интервалы времени порядка 0,05 сек.

Самая высокая скорость проведения возбуждения, измеренная у черешка *Mimosa*, составляла 30 мм/сек.

В субтонической ткани скорость проведения возбуждения возрастает при увеличении силы раздражения. В результате предварительного раздражения ткань становится лучшим проводником возбуждения.

В ткани, находящейся в оптимальном состоянии, скорость проведения одинакова как при слабом, так и при сильном раздражении.

Утомление замедляет скорость проведения возбуждения.

Скорость проведения возбуждения увеличивается при повышении температуры.

Возбуждение проводится в обоих направлениях, но скорость в обоих случаях не обязательно должна быть одинаковой. У *Biophytum* скорость в центробежном направлении больше, чем в центростремительном.

Глава XII

ВОЗБУДИТЕЛЬНЫЙ ХАРАКТЕР ПЕРЕДАВАЕМОГО ИМПУЛЬСА У РАСТЕНИЙ

Гидромеханическая теория — Неубедительность опыта Пфеффера с анестезией и опыта Хаберландта с высокой температурой — Опыт Кюне, показывающий передачу возбуждения от сильного раздражения в нерве при ознобе — Ошибка, вносимая использованием чрезмерно сильных раздражений — Различные полярные эффекты тока при возбуждении — Блок передачи возбуждения при локальном наложении холода — Восстановление нормальной проводимости действием тетанизирующего удара на ткань, парализованную холодом — Электротоническая задержка возбуждательного импульса — Действие различных ядов, блокирующих проведение

В предыдущей главе указывалось, что преобладает точка зрения, рассматривающая передачу импульса у растений как гидромеханический процесс, несходный с возбуждательным процессом в животном нерве. Этот взгляд основывается на двух хорошо известных опытах Пфеффера и Хаберландта. Первый показал, что действие сильного раздражения распространяется через хлороформированные части черешка. Пфеффер полагал, что проводимость этих частей должна была быть уничтожена, поскольку известно, что хлороформ уничтожает двигательную возбудимость. В опыте Хаберландта проводящая ткань была убита кипящей водой. Несмотря на это, раздражение передавалось через обработанный участок ^[25].

Из этих двух опытов заключали, что передаваемый импульс не имеет истинно возбуждательного характера. Предполагалось, что вместо этого сильное раздражение вызывало изменения гидростатического давления либо в сторону увеличения, либо в сторону уменьшения. Допускалось, что эти изменения давления могут передаваться гидромеханически и при достижении листовой подушечки действовать столь же эффективно, как механическое раздражение, приложенное локально. Таким образом, считалось, что у *Mimosa* имеется явная передача раздражения, но отсутствует передача возбуждения.

Однако я смогу показать, что оба опыта, на которые ссылались защитники этой теории, не настолько убедительны, как казалось. По теории Дютроше-Пфеффера, передвижение воды является единственной причиной распространения раздражения, т. е. проведение обусловлено движением воды в сосудистых пучках. Если надрезать стебель и при этом поранить сосудистый пучок, то через рану вытечет жидкость, в результате чего произойдет снижение гидростатического равновесия в пучке. Допускали также, что распространение раздражения может происходить за счет того, что при возбуждении листовой подушечки жидкость, выделенная возбужденной паренхимой, проникает в сосудистый пучок.

По Хаберландту, при прямом раздражении сочленения чувствительная паренхима в нем становится вялой. Вследствие деформации клеток в проводящей ткани увеличивается давление, которое распространяется вдоль нее и, достигнув новой подушечки, раздражает ее, как непосредственный удар извне. Хаберландт сравнивает передачу давления в растении с тем, что происходит в резиновой трубке, наполненной водой ¹.

Однако передача по длинной частично замкнутой капиллярной трубке и по непрерывной резиновой трубке, имеющей широкий просвет, — это не одно и то же. В первом случае нужно значительное механическое вмешательство, чтобы заставить гидростатическую волну достигнуть отдаленной точки и оказать нужный эффект. Хаберландт предполагает, что такое механическое вмешательство может быть осуществлено при смещении массы паренхимы в раздраженной подушечке или при повреждении стебля черешка. Однако нет необходимости вызывать возбудительный импульс у *Mimosa*, раздражая подушечку; такой импульс можно вызвать в тонком черешке, где нет плотной массы паренхимы, которая могла бы деформироваться. Более того, возбуждение можно вызвать действием физиологических раздражителей, не вызывающих какого-либо повреждения или механических изменений ^[26].

Изучая вопрос, может ли передающееся изменение давления стать действительной причиной возбуждения, Макдугал нашел, что внезапное искусственное изменение, как в сторону увеличения, так и уменьшения гидростатического давления, не вызывает ответного опускания листа у *Mimosa* ².

¹ «Еще труднее объяснить механизм распространения раздражения от расслабленной паренхимы изогнувшейся подушечки к возбудимой паренхиме смежного сочленения после одиночного механического раздражения или химического и теплового возбуждения... И когда Хаберландт сравнивает действие сока с тем, что «происходит внутри резиновой трубки, наполненной водой при определенном гидростатическом давлении, при котором увеличение давления в любой точке распространяется посредством волнообразного движения от одного конца к другому», то едва ли можно связать это предположение с анатомическим строением проводящих клеток. Нужно тщательно повторить опыты по проводимости у *Mimosa*, прежде чем делать окончательный вывод». — В i e d e r m a n n, *Electro-physiology*, v. II, p. 16.

² P f e f f e r. *Physiology of Plants*, v. III, p. 95.

Теперь мы вернемся к подробному рассмотрению опытов Пфеффера по анестезии и Хаберландта с обработкой кипящей водой. Согласно данным первого опыта, хлороформ задерживает проведение. Однако Вайнс^[27] указывал, что, хотя в листовой подушечке, подвергнутой действию наркотика, уменьшается двигательная возбудимость, это вовсе не значит, что она полностью уничтожается. В самом деле, физиологам известны случаи, когда ткань, потерявшая возбудимость, продолжает обладать способностью к проведению. Такое состояние у растений можно продемонстрировать, если взять экземпляр *Biophytum* и приложить сильное раздражение к старому листу, подвижность листовых пластинок которого исчезла с возрастом. Хотя листовые пластинки этого листа не обнаруживают подвижности, возбуждение *проводится* по черешку старого листа и вызывает опускание листовых пластинок соседнего молодого листа.

Представляется очень сомнительным также и то, что в специальном опыте с *Mimosa* проводящая ткань, находящаяся внутри, могла быть наркотизирована внешним приложением анестетика. Эта задача была бы такой же трудной, как наркотизация нервного ствола, лежащего между мускулами, наложением хлороформа на кожу снаружи! Можно допустить, что у растений через очень большое время небольшое количество наркотика может абсорбироваться и получить доступ к внутренней проводящей ткани, но наркотизация при этом может быть лишь частичной. В таком случае будет задерживаться передача действия лишь слабых или умеренных раздражений, но блок не сможет задержать передачу действия сильного раздражения. Эти соображения, возможно, объяснят наблюдения Пфеффера о прохождении сквозь наркотизированный участок сильного раздражения и о случайном лишь характере передачи умеренного механического раздражения.

В своем опыте Хаберландт исходил из того, что проводящая ткань убивалась кипящей водой. Если это действительно так, то можно предположить, что при действии исключительно сильного раздражения гидростатические изменения могут передаваться через мертвую ткань и вызывать раздражение далеко отстоящего листа, подобно механическому удару *de novo*. Однако передача возбуждения в растении обычно происходит при действии слабого раздражения. Могут возникнуть большие сомнения в том, была ли ткань действительно убита. По собственному опыту я знаю, что чрезвычайно трудно быть уверенным, что убита середина ткани, если обработать ее кипящей водой снаружи. Это дополнительно подтверждается опытами Кюне по проведению возбуждения в нервно-мышечном препарате *m. sartorius* лягушки^[28].

«Тонкий нерв, входящий в середину *m. sartorius* с одной стороны разделяется внутри мышцы так, что отдельные ответвления нерва, разделенного на два волокна, многократно делятся дихотомически. Когда Кюне умерщвлял верхний широкий конец мышцы, погружая ее в теплое масло, то половина, оставшаяся нормальной, судорожно сокращалась *при отрезании нож-*

ницами поврежденной части. Это указывало на то, что нервное волокно все еще могло быть механически возбуждено, хотя оно и находилось между убитыми и поврежденными мышечными волокнами и, таким образом, могло проводить возбуждение центростремительно в ветви, делящиеся выше поврежденного участка мышцы»¹.

Этот опыт служит примером проведения возбуждения через поврежденную нагреванием животную ткань, подобно опыту Хаберландта о передаче через растительную ткань, обработанную кипящей водой. Очевидно, что обработанные кипящей водой ткани в обоих этих случаях, хотя и сильно повреждены нагреванием, на самом деле не были убиты и блок, или исчезновение проводимости, вызванное тепловой денатурацией, электротонусом и т. д., не носит абсолютного характера. Таким образом, в подобных случаях может существовать физиологический блок, эффективный по отношению к раздражениям нормальной силы. Однако этот блок не окажется действительным при раздражениях ненормальной силы, таких, как ожог или надраз. В опыте Кюне сильное раздражение при надразе ножницами не могло быть задержано, хотя проводимость нерва была угнетена тепловым повреждением. Подобные соображения объясняют, почему сильное возбуждение, вызванное ожогом или надразом, может передаваться через наркотизированный или обработанный кипящей водой участок *Mimosa*.

Опыт Кюне показывает далее, что проводимость может сохраняться даже после исчезновения двигательной возбудимости. Мы видели, что мышца, поврежденная действием высокой температуры, теряет свою подвижность, хотя нерв, соединенный с мышцей, сохраняет некоторую проводимость при исключительно сильном раздражении, каким является надразание.

Рассматривая подробнее опыт Кюне, мы обнаруживаем ошибку, обусловленную игнорированием фактора силы раздражения по отношению к эффективности данного блока в проведении возбуждения [29]. Теперь станет очевидным необходимость устранения грубых и сильнодействующих методов возбуждения из исследований изменений проводимости. Предметом нашего исследования было не изучение того, передается ли на расстояние действие сильного механического повреждения, а определение распространения физиологических изменений при раздражении нормальной силы. Используя раздражения различных степеней силы, можно легко определить характер данного импульса, наблюдая результат действия разных физиологических угнетающих факторов на способность ткани к проведению.

Чтобы добиться удовлетворительного решения вопроса, существует ли в растении истинное проведение возбуждения, или явная передача механического изменения, мы должны поступить следующим образом. Во-первых, мы должны выяснить, действительно ли невозможно подобрать чисто физиологический метод раздражения растения, не содержащий следов физиче-

¹ B i e d e r m a n n. *Electro-physiology*, v. II, p. 57.

ского вмешательства. Явление проведения в таком случае может быть объяснено только распространением возбудительных протоплазматических изменений. Далее, мы подвергнем вопрос окончательной проверке, используя физиологический блок, который задержит возбудительный импульс, но не сможет подействовать на проведение гидромеханического изменения.

Теперь я опишу четыре различных направления исследования, каждое из которых дает независимое доказательство возбудительного характера передающегося импульса.

1. Использование методов возбуждения различным действием электрического тока у разных полюсов.

2. Использование блока проведения возбуждения локальным наложением холода.

3. Использование электрической задержки возбудительного импульса.

4. Использование яда для осуществления блока проведения.

ХАРАКТЕРНОЕ ПОЛЯРНОЕ ВОЗБУЖДЕНИЕ ПОСТОЯННЫМ ТОКОМ]

Если приложить два электрода к проводящему нерву нервно-мышечного препарата лягушки на некотором расстоянии от реагирующей мышцы и пропустить ток через часть нерва, находящуюся между электродами, то в нерве возникнет возбуждение, которое по достижении реагирующей мышцы вызовет ее сокращение. Возбудительного действия не наблюдается, если включение тока происходит постепенно. Вообще говоря, электрический ток оказывает малое возбудительное действие или совсем его не оказывает. Возбуждение обнаруживается лишь в момент внезапного возникновения или внезапного исчезновения тока. Более того, найдено, что возбуждение в момент «замыкания» тока возникает на катоде, а в момент «размыкания» — на аноде или в точке входа.

Нами найдено, что точно такие же явления происходят, когда электрический ток проходит через участок черешка между электродами. Подробное описание полярного эффекта тока будет дано в следующей главе. Здесь я изложу только то, что имеет отношение к намеченной мною цели.

Два неполяризующихся электрода присоединяют следующим образом. Ближний располагают на проводящем черешке в 10 мм от реагирующей листовой подушечки, а дальний — на одной из листовых пластинок, не обладающей проводимостью. Если теперь постепенно подавать ток, плавно повышая ЭДС от 0 до 3 в посредством соответствующего регулятора, то мы не обнаружим возбудительного эффекта. Но если ЭДС, равная 3 в, будет приложена внезапно и направление тока будет таково, что ближний электрод будет катодом, то мы обнаружим, что катод стал местом возбуждения и лист совершит ответное опускание после короткого и определенного периода, необходимого для проведения возбуждения по черешку.

Если затем повторить опыт, используя ближний электрод как анод, а дальний, присоединенный к индифферентной паренхиме, как катод, то мы не получим возбудительного эффекта. Это происходит потому, что в момент «замыкания» тока возбуждение на аноде не возникает.

Возвратившись к гидромеханической теории, мы сталкиваемся с большими трудностями при объяснении возникновения локального возбуждения у электродов. Здесь нет набухшей массы паренхимы, которая могла бы вызывать механические изменения своей деформацией. Можно было бы предположить, что выделение сока каким-то образом вызывает необходимые гидромеханические изменения. Тогда встает вопрос: почему выделение происходит на катоде при «замыкании». Поскольку возбуждение происходит на аноде при «размыкании», можем ли мы предположить, что выделение сока происходит на аноде?

В часто цитируемых примерах гидравлической передачи раздражение вызывается сильным воздействием или надрезом, т. е. обязательно присутствием механического изменения. Однако найдено, что передача возбудительного импульса происходит при возбуждении в отсутствие всех факторов, приводящих к механическим изменениям. Это станет ясным, когда в главе XVII будет показано, что у *Biophytum* возбуждение передается при действии настолько слабого тока, что он не улавливался очень чувствительным человеческим языком. Это свидетельствует о том, что в данном случае эффект проведения имеет скорее физиологический, чем физический характер. В нерве изменение протоплазмы, которое является основой возбуждения, возникает локально в точке катода при «замыкании» и на аноде при «размыкании». Изменение протоплазмы затем распространяется от места к месту, давая начало возбуждению. В черешке возбудительное изменение протоплазмы также возникает локально на катоде при «замыкании» и на аноде при «размыкании». И каждая деталь подтверждает распространение возбудительного изменения протоплазмы от участка к участку в проводящем черешке.

БЛОК ПРОВЕДЕНИЯ ПРИ ДЕЙСТВИИ ХОЛОДА

Было показано, что скорость проведения повышается при физиологических изменениях, вызванных холодом. Наоборот, проводимость уменьшается при понижении температуры, и это уменьшение может быть настолько сильным, что будет вызываться задержка проведения. Предметом исследования было влияние холода на проведение, при этом были приняты специальные меры предосторожности против воздействия холода как на возбудимость точки раздражения, так и на двигательную чувствительность реагирующей листовой подушечки. По этим причинам холод накладывался локально на черешок на середине пути между точкой раздражения и листовой подушечкой. Опытное растение было очень чувствительным, так как

опыт проводился в благоприятное время года — летом. Раздражение силой в 0,5 единицы, прикладываемое на расстоянии 30 мм от подушечки, очень хорошо передавалось. Максимальное из использованных раздражений имело силу 2 единицы. Полоска материи шириной в 10 мм обертывалась вокруг черешка посередине между точкой раздражения и подушечкой. Это делалось для локального наложения холода с помощью холодной воды или маленьких кусочков льда.

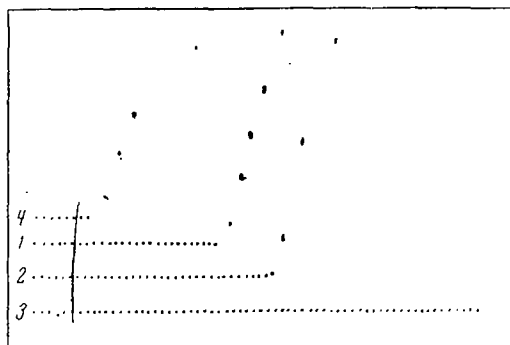


Рис. 90. Влияние холода, вызывающее частичную и полную задержку проведения

1 — нормальная запись; 2 — частичная задержка вследствие небольшого охлаждения; 3 — полная задержка при значительном охлаждении; 4 — запись при прямом раздражении

Затем были получены последовательные записи через интервалы в 20 мин., что было более чем достаточно для полного восстановления от предыдущего раздражения. В записи 1 на рис. 90 приведен промежуток времени между приложением раздражения и ответом в нормальных условиях. Он состоит из 20,5 промежутков по 0,1 сек. каждый. Латентный период равен 0,15 сек. Истинное время проведения на расстояние 30 мм, таким образом, равно 1,9 сек. Следовательно, время проведения на расстояние 10 мм равно 0,63 сек. Следующая запись была получена при длине проводящего участка в 10 мм на черешке, несколько угнетенном наложением холодной воды. Охлаждение производилось сразу же после предыдущего ответного опускания листа. Это дает не только время, достаточное для местного охлаждения черешка, но также позволяет избежать возбуждательной реакции листовой подушечки на внезапное приложение холода к черешку. Во время местного охлаждения черешка лист выпрямляется и полностью чувствителен в момент наложения следующего раздражения. На записи 2 показано действие умеренного охлаждения. В этом случае период проведения продлевается,

разница между этими двумя записями составляет 0,8 сек. Допустив, что эффект охлаждения носит местный характер, мы видим, что понижение температуры продлевает период проведения по черешку на расстояние 10 мм с 0,63 до 1,43 сек. Таким образом, проводимость понизилась больше чем вдвое.

На записи 3 показано действие дальнейшего понижения температуры посредством помещения маленьких кусочков льда на полоску материи. Возбудительный импульс, вызванный максимальным раздражением с помощью индукционного удара, постоянно проводился без нарушений. Но при действии сильного холода импульс задерживается. Чтобы показать, что задержка вызывается не угнетением двигательной возбудимости листво-вой подушечки, запись 4 была получена при действии прямого раздражения. Оказалось, что двигательная возбудимость не претерпела каких-либо изменений. Таким образом, становится ясно, что импульс, вызванный раздражением, был задержан вследствие физиологического угнетения проводимости, вызванного холодом.

ПОТЕРЯ ПРОВОДИМОСТИ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЕЕ ПРИ ТЕТАНИЗАЦИИ

В связи с этим вопросом я столкнулся с интересным явлением потери проводимости вследствие сильного охлаждения. После получения записи блока при местном приложении холода кусочки льда удалялись и охлажденный участок черешка в течение 20 мин. подвергался снова действию комнатной температуры. После этого, произведя запись, я обнаружил, что блок проведения все еще существует. Способность к проводимости оцепеневшей ткани, таким образом, парализована на период, обычно продолжавшийся 45 мин. Однако я обнаружил очень знаменательный факт: потеря способности к проведению может быть очень быстро восстановлена, если подвергнуть черешок действию тетанизирующих электрических ударов.

ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ЗАДЕРЖКА ВОЗБУДИТЕЛЬНОГО ИМПУЛЬСА

Если в нервно-мышечном препарате на участке между точкой раздражения и отвечающей мышцей поддерживать действие постоянного тока, то этот ток блокирует прохождение возбуждения. Найдено, что при умеренной силе тока блок проведения вызывается угнетающим действием анода [30]. Для демонстрации электротонического блока нервного проведения подбирается сила раздражения, которая эффективна при нормальных условиях. Однако во время блокирующего действия тока возбудительный импульс, вызванный раздражением, задерживается. Проведение возобновляется при

выключении тока. Это представляет особый интерес, поскольку дает в наше распоряжение физиологический блок, который может быть наложен или снят много раз подряд. Чередование проведения и его задержка являются очень наглядной демонстрацией возбудительного характера эффекта проведения.

Я нашел, что подобный блок проведения вызывается в растениях электротонусом. Различные формы раздражений могут быть использованы для этого. Однако лучше всего использовать такое раздражение, силу которого можно либо постепенно увеличивать, либо поддерживать постоянной. Эти

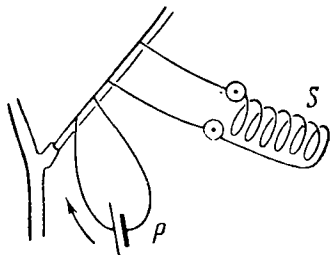


Рис. 91. Приспособление для электротонического блока

Поляризующий ток P накладывается между возбуждающей вторичной катушкой S и отвечающей подушкой. Поляризующий ток как восходящий, так и нисходящий вызывает блок

требования выполняются при термическом и электрическом способах раздражения. Теперь я опишу два типичных опыта с электротоническим блоком у *Biophytum* при термическом раздражении и у *Mimosa* при электрическом раздражении.

Biophytum. У этого растения имеется мутовка листьев, обладающих чувствительными листовыми пластинками. Раздражение накладывается на стебель посредством электротермического стимулятора. Сила раздражения градуирована настолько, чтобы вызвать возбудительный импульс, который пройдет по черешку и вызовет опускание листовых пластинок в центробежном порядке. Выбрав лист, накладывают блок на среднюю часть черешка. Когда анод A расположен слева, возбудительный импульс задерживается в точке A ;

когда направление тока изменено, задержка происходит в месте нового анода A^1 справа. При выключении блокирующего тока наблюдается распространение возбуждения на всю длину листа.

Mimosa. В следующей серии опытов были использованы разные экземпляры растений и различные раздражения. Использование электрического метода раздражения полностью устранило затруднения, связанные с необходимостью поддерживать силу раздражения на постоянном уровне или увеличивать ее известным образом. С помощью скользящей индукционной катушки легко получить силу раздражения, которая будет всегда эффективна в нормальных условиях. Дальний из двух возбуждающих электродов помещался на расстоянии 30 мм от листовой подушечки первого порядка. Посредине между точкой возбуждения и подушечкой помещались два поляризующихся электрода в 5 мм один от другого. Через эти электроды можно было пропускать ток постоянной силы, чтобы вызвать блок (рис. 91). Первая, верхняя из этих записей, приведенных на следующей диаграмме, была произведена без этого блока и с силой раздражения, равной 2. Видно (рис. 92), что возбуждение распространялось, как обычно. Скорость

проведения в этом случае была равна 29 мм/сек. Это растение было исключительно сильным, а опыты проводились в разгар лета, и то и другое способствовало высокой скорости. Затем включили блокирующий ток. Чтобы предотвратить возбуждение вследствие внезапного замыкания тока, приложенная ЭДС постепенно повышалась от нуля до 2 в с помощью скользящего регулятора потенциала. Во время прохождения этого тока было нанесено второе

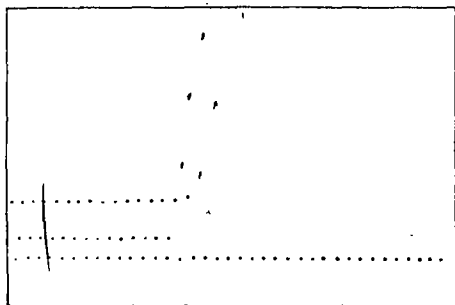


Рис. 92. Запись действия электротонического блока

Верхняя запись — норма; нижняя запись показывает блок проведения возбуждения; средняя — восстановление проводимости после удаления блока

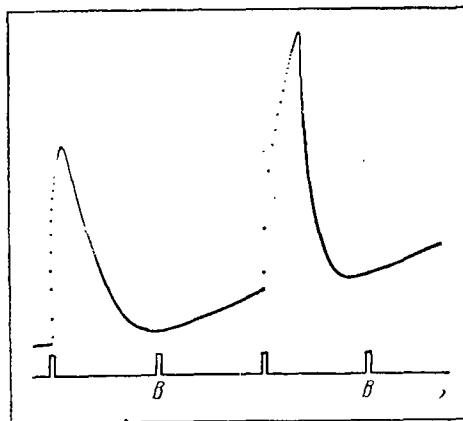


Рис. 93. Запись проведения возбуждения с блоком и без него

В точках В, В — задержка проведения возбуждения при электротоническом блоке

раздражение, равное по силе первому. На нижней записи видно, что ответа не произошло, проведение возбуждения было полностью заблокировано. Чтобы показать, что этот блок будет существовать лишь во время прохождения тока, силу тока постепенно снизили до нуля посредством регулятора потенциала. Это было сделано осторожно, чтобы избежать возбуждения вследствие внезапного прекращения тока. Снова повторив раздражение, мы нашли, что блок более не существует (см. среднюю запись), а ответ вследствие передавшегося возбуждения проявляется как обычно.

Записи на рис. 92 были произведены на быстродвигающейся пластинке. Следующая запись (рис. 93) представляет собой серию ответов на переданное возбуждение, произведенных на медленнодвигающейся пластинке. Сила раздражений всегда была одной и той же, разница состояла в том, что электротонический блок то накладывался, то снимался. Отметим, что возбуждение неизменно задерживалось, как только накладывался блок (В на рис. 93).

БЛОК ПРОВЕДЕНИЯ ПРИ ДЕЙСТВИИ ЯДА

Опыт с *Biophytum sensitivum*

Уже указывалось на бездоказательность опыта Пфеффера с наркотизацией. Объяснялось, что неэффективность блока могла быть обусловлена тем, что толстый слой ткани препятствует свободному доступу анестезирующего вещества к внутренним проводящим элементам. Мы пришли к заключению, что физиологический блок, вызванный действием химических агентов, можно сделать более эффективным двумя различными путями. Во-первых, посредством выбора тонкого черешка, проникновение раствора в который будет менее затруднительным. Во-вторых, этого можно достигнуть, используя сильные токсические агенты, вроде растворов сульфата меди или цианида калия. Можно полагать, что использование сильного яда более предпочтительно, поскольку поглощение даже небольшого количества может оказаться эффективным и вызвать угнетение или исчезновение проведения. Использование анестезирующих веществ, например хлороформа, имеет тот недостаток, что улетучивающиеся пары делают двигательный орган нечувствительным. Этот недостаток отсутствует, если используется нелетучий яд, подобный сульфату меди, который при локальном наложении действует на проводимость данного участка черешка, не изменяя при этом двигательной чувствительности подушечки. Было найдено, что черешок *Biophytum* очень удобен для этих опытов. Листовые пластинки около полудюжины листочков, находящихся в мутовке, обладают высокой чувствительностью. Раздражения определенной силы прикладываются к стеблю посредством электротермического стимулятора. Последний состоит, как это было объяснено в предыдущей главе, из V-образного куска платиновой проволоки, через которую можно пропускать электрический ток необходимой силы. Цепь стимулятора замыкается на нужное время с помощью метронома. Электрический ток подбирается такой силы, чтобы вызвать тепловое раздражение без ожога. Эффективную силу раздражения можно постепенно увеличивать, используя явление суммации раздражения. Так, если в данном случае единичное тепловое раздражение неэффективно, то оно становится минимально эффективным, если его повторить восемь раз. Возбудительный импульс, возникший в стебле, последовательно распространяется в листья, где распространение волны возбуждения можно наблюдать визуально по последовательному опусканию листовых пластинок, носящему центробежный характер. Здесь следует отметить, что возбуждение, вызванное термическим раздражением, является самым сильным, и требуется очень совершенный блок, чтобы задержать проведение такого возбуждения.

З а д е р ж к а п р о в е д е н и я р а с т в о р о м с у л ь ф а т а м е д и. После определения величины эффективного раздражения на участок черешка, отходящего от стебля, был наложен яд. Это было сделано по-

средством смачивания сильным раствором сульфата меди полоски ткани шириной 5 мм, обернутой вокруг черешка. Было найдено, что теплый раствор поглощается быстрее, чем холодный. Из шести чувствительных листьев два были подвергнуты местному воздействию яда. Избирательная и местная задержка волны возбуждения в отравленных листьях послужила окончательной демонстрацией физиологического характера передаваемого импульса. Следует помнить, что поглощение яда, вероятно, является медленным процессом. Следовательно, физиологический блок проводимости, вызванный ядом, станет более полным при увеличении длительности воздействия яда. Поэтому можно ожидать следующую последовательность событий после наложения яда на узкий участок черешка.

1. Вначале не будет заметного изменения проводимости.
2. По прошествии определенного времени количество поглощенного ядовитого вещества станет достаточным, чтобы вызвать некоторое угнетение проводимости.
3. Через еще больший промежуток времени угнетение проводимости, вызванное ядом, станет очень большим. Даже максимальное возбуждение будет практически задерживаться.
4. Эта задержка произойдет вследствие уничтожения проводимости в локализованной зоне отравления. Проводимость черешка вне этого отравленного участка и двигательная возбудимость листовых пластинок не изменяются.

Теперь я опишу опыты по влиянию яда на проводимость. Этот опыт был повторен 12 раз с разными растениями *Biophytum*, и во всех опытах были получены сходные результаты. Следующий опыт можно считать типичным. Среди мутовки листьев у обычного экземпляра *Biophytum* шесть были очень чувствительными. Оказалось, что суммационное действие четырех последовательных тепловых раздражений, приложенных к стеблю, было достаточно, чтобы вызвать возбуждение и опускание листовых пластинок всех шести листьев. Два из шести листьев были подвергнуты местному действию яда описанным выше образом.

1. Раздражение было приложено через 15 мин. после наложения яда. Было обнаружено, что возбудительный импульс проходит во все листья. Поглощение сильного яда в течение 15 мин. было недостаточно, чтобы вызвать какое-либо заметное понижение проводимости.

2. Через полчаса опыт был повторен с тем же самым раздражением, а именно, с суммационным действием четырех раздражений. Оказалось, что возбудительный импульс передавался в четырех нормальных листьях, но задерживался в двух отравленных. Однако блок в этих двух листьях преодолевался действием более сильного раздражения, вызванного шестикратным суммационным ударом.

3. Через два часа было найдено, что проводимость отравленного участка черешка практически исчезла в двух листьях. В них не было проведения

даже при действии максимального раздражения из 16 суммирующих ударов. Необработанные листья обнаруживали энергичное проведение, их листовые пластинки последовательно опускались с высокой скоростью.

4. Чтобы показать, что отсутствие передачи возбуждения в двух листьях обусловлено *местной* потерей проводимости обработанного участка, а не потерей двигательной реакции листовых пластинок, раздражение было приложено к черешку вне пределов отравленной зоны.

Раствор хлорида ртути. После того, как я получил блок проведения действием сульфата меди, попробовал действие различных других ядов, некоторые из них оказывали очень сильное действие. Хлорид ртути, например, уничтожал проводимость в гораздо более короткое время, чем сульфат меди. Единственным недостатком использования хлорида ртути является то, что он оказывает возбуждающее действие, которое передается и вызывает опускание чувствительных листовых пластинок, и они часто остаются плотно сложившимися.

Раствор цианида калия. Этот реактив не оказывает такого возбуждающего действия. Однако его способность уничтожать проводимость чрезвычайно велика. Раствор высокой концентрации наносится на участок черешка обычным образом, листовые пластинки остаются открытыми и полностью чувствительными в течение всего времени. Найдено, что после действия яда в течение часа возбуждение от сильного термического раздражения, приложенного к стеблю, не проводится через отравленную зону. Однако чувствительность листовых пластинок не изменяется. Листовые пластинки у тех черешков, которые не были отравлены, обнаруживают сильный ответ на переданное возбуждение.

2. Опыт с *Mimosa*

Далее было желательно испытать действие яда на различные виды растений и зафиксировать результаты автоматической записью. Как мы видели, уничтожение проводимости при действии раствора сульфата меди не является немедленным. Для того, чтобы его токсическое действие проявилось полностью, требуется время. Следовательно, интересно было проверить с помощью последовательных записей прогрессивное уменьшение проводящей способности, заканчивающееся настоящей задержкой проведения. Для серии этих опытов был взят черешок *Mimosa*. Последовательные записи времени проведения производились с интервалами в 20 мин. до и после обработки ядом средней части черешка. Эффективные раздражения индукционным ударом наносились на черешок, обычно в 30 мм от реагирующей листовой подушечки. Сила использованного раздражения была максимальной и составляла 2 единицы. Первая запись этой серии выражает скорость нормального проведения. Вторая и последующая записи отражают прогрессирующее действие токсического агента. Раствор соли наносился на полосу

материи шириной в 10 мм, обернутую вокруг черешка посредине между точкой раздражения и отвечающей подушечкой.

Раствор сульфата меди. В нормальной записи (1) на рис. 94 отмечено 27 промежутков по 0,1 сек. после приложения раздражения. Следовательно, общее время составило 2,7 сек. Если вычесть из этого латентный период 0,15 сек., то мы получим, что истинное время проведения на расстоянии 30 мм равно 2,5 сек. Время проведения на 10 мм составит, следовательно, 0,83 сек.

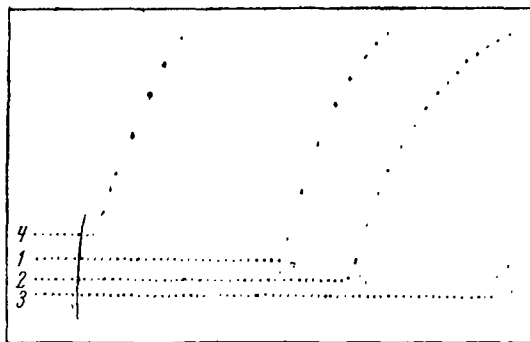


Рис. 94. Влияние раствора сульфата меди на замедление и прекращение проведения:

1 — нормальная запись; 2 — частичная задержка после 20-минутного действия; 3 — полная задержка после 40-минутного действия, 4 — запись прямого раздражения

На записи 2 из этой же серии отображено действие 20-минутного наложения сульфата меди на участок черешка шириной 10 мм. Видно, что время проведения увеличилось на 10 промежутков, т. е. на 1 сек. Допустим, что действие яда носило местный характер; отметим, что 20-минутное наложение увеличивает время проведения на 10 мм с 0,83 до 1,83 сек. Таким образом, поглощение небольшого количества яда понизило проводимость более чем на 50%.

Запись 3 была получена после еще одного 20-минутного периода. Как видно, проведение полностью блокировано наложением сульфата меди в течение 40 мин. Чтобы показать, что отсутствие ответа было обусловлено не уничтожением двигательной возбудимости подушечки, а блоком проводимости черешка, была получена четвертая запись в условиях прямого раздражения. Эта запись свидетельствует о том, что двигательная возбудимость листа не была нарушена.

Раствор хлорида ртути. Полученная затем серия записей отражает влияние раствора хлорида ртути. Было найдено, что проведение

уничтожается после короткого воздействия яда в течение 10 мин. Эти данные очень сходны с приведенными на следующем рисунке.

Раствор цианида калия. Затем я получил серию записей, отражающих действие сильного раствора цианида калия. Запись 1 (рис. 95) дает величину нормального периода проведения. Запись 2 была получена, как указывалось ранее, после 20 мин. восстановления. Ядовитый раствор

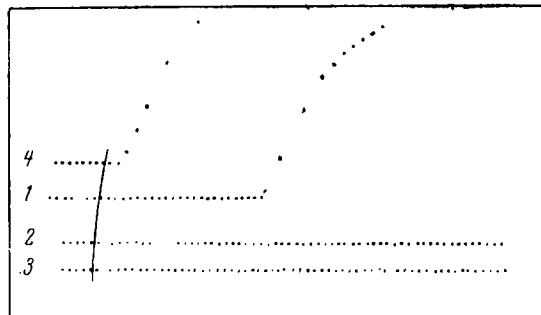


Рис. 95. Уничтожение проводимости при действии цианистого калия:

1 — нормальная запись; 2 — полная задержка проведения после пятиминутного действия; 3 — запись, показывающая задержку даже очень сильного раздражения; 4 — запись прямого раздражения

был нанесен, однако, спустя 15 мин. после предыдущей записи. Следовательно, на второй записи мы видим результаты всего лишь 5-минутного действия цианида калия. Влияние этого яда на проводимость черешка *Mimosa* было так велико, что даже при таком коротком действии проведение возбуждения, вызванное максимальным раздражением в 2 единицы, было блокировано полностью. При получении записи 3 вторичная катушка была тесно пододвинута к первичной, таким образом, сила раздражения возросла до 15 единиц. Даже при таком сильном раздражении проведение было задержано. Запись 4 была получена при прямом раздражении. Из ответа видно, что чувствительность подушечки не подвергалась изменению. Таким образом, ясно, что уничтожение ответа при непрямом раздражении обусловлено только уничтожением проводимости, вызванном действием яда.

Задержка передающегося импульса у *Mimosa* при действии физиологического блока, вызванного холодом, электротоком и местным действием яда, полностью опровергает гидромеханическую теорию. Результаты различных исследований приводят к противоположному выводу: проведение возбуждения в растении есть процесс, сходный в своей основе с тем, который имеется у животных. В обоих этих случаях он обусловлен распространением изменений протоплазмы [31].

Выводы

Возбудительная реакция возникает в черешке различных чувствительных растений при различном полярном действии электрического тока. Возбуждение возникает в точке катода при «замыкании», а в точке анода при «размыкании».

Передача такого возбудительного импульса происходит при отсутствии каких-либо механических изменений.

Возбудительная природа импульса в растениях демонстрируется далее задержкой проведения, вызванной различными физиологическими блоками.

Местное наложение холода с дальнейшим понижением температуры затрудняет и в конце концов уничтожает способность к проведению.

Последействием приложения холода является прекращение проводимости. Однако утерянная способность к проведению может быть быстро восстановлена тетанизирующим электрическим ударом.

Электротонический блок вызывает задержку проведения в течение прохождения блокирующего тока. Проводимость восстанавливается при выключении тока.

Проводимость участка черешка может быть уничтожена местным наложением яда. Исчезновение проводимости происходит медленно при действии сульфата меди и быстрее при действии цианида калия.

Глава XIII

ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЙ ОТВЕТ

Два противоположных типа ответа: положительный и отрицательный — Возбудительное сокращение, отрицательное изменение набухания, опускание листа и соответствующая этому электроотрицательность — Положительный электрический ответ — Положительный, или выпрямляющий, механический ответ — Двойные импульсы при различных формах раздражения — Проявление положительного и отрицательного импульсов у различных растений — Условия для получения положительного ответа — Характеристика положительного импульса — Маскировка и выявление положительного ответа — Законы прямого и непрямого действия раздражений

При возбуждении листа *Mimosa* нижняя половина листовой подушечки претерпевает сравнительно большее сокращение по сравнению с верхней; вследствие этого дифференцированного действия происходит опускание листа. Процесс сокращения листовой подушечки сопровождается вытеснением воды из возбужденных клеток и понижением тургора. Я уже указывал¹, что возбудительную реакцию растительной ткани можно также определить совсем отличными методами, а именно, с помощью электрических изменений. Что касается знака электрического изменения, то было найдено, что возбужденное место становится отрицательным. Известно, что подобное электрическое изменение происходит и в возбужденной ткани животного.

Таким образом, возбуждение в растительной ткани характеризуется следующими явлениями: снижением тургора, или отрицательным изменением набухания, механическим опусканием листа и появлением негативности. Для ясности будем называть этот нормальный возбудительный эффект *отрицательным ответом*.

При регистрации электрических ответов растений на не прямое раздражение мне часто приходилось сталкиваться с удивительным явлением, которое вначале трактовалось как ненормальный ответ, а именно, с появлением позитивности, предшествовавшей истинной возбудительной реакции, сопровождавшейся электроотрицательностью. Таким образом, в процессе

¹ B o s e. Comparative Electro-physiology.

действия раздражителя возникают два различных импульса — положительный и отрицательный, которые распространяются с различными скоростями. Первый движется быстрее и раньше доходит до реагирующей точки, где он вызывает положительный ответ. Отрицательная волна с меньшей скоростью доходит до реагирующей точки и позднее вызывает отрицательное колебание гальванометра, свойственное истинной ответной реакции.

Также было обнаружено, что отрицательный ответ гораздо сильнее положительного. Вследствие этого если два импульса достигают реагирующей точки примерно в одно время, то положительный ответ полностью маскируется преобладающим отрицательным ответом. Следовательно, чтобы выявить положительный ответ, нужно наносить раздражения на расстоянии. Медленно движущийся отрицательный ответ настолько отстает от положительного, что не маскирует его.

Найдено, что обнаружению положительного ответа благоприятствуют следующие условия.

1. Раздражение должно наноситься на расстоянии от отвечающей точки. Обнаружено, что ответ в таком случае будет двухфазным: отрицательный ответ будет следовать за положительным. Может быть подобрано такое расстояние, при котором благодаря ослаблению передающегося возбуждения отрицательный ответ не может достигнуть точки. В таком случае проявится только положительный ответ. Наоборот, если раздражение приложено слишком близко к отвечающей точке, обнаруживается только отрицательный эффект, а положительный ответ маскируется преобладающим отрицательным.

2. Из сказанного легко понять, что в хорошо проводящей ткани отрицательный или истинный возбудительный ответ будет передаваться с большой скоростью, вследствие чего положительная ответная реакция будет замаскирована. Следовательно, положительный ответ гораздо легче получить в растениях, так как скорость проведения в них сравнительно мала.

3. Поскольку скорость передачи истинного возбуждения возрастает при усилении раздражения, то для выявления положительного ответа следует пользоваться слабыми раздражениями.

Изложенные выше результаты получены при помощи электрических методов исследования. Мы видели, что электроотрицательность соответствует возбудительной реакции, отрицательному набуханию, сокращению и сопутствующей двигательной ответной реакции, выражающейся в опускании листа. Положительная электрическая ответная реакция должна состоять из противоположных процессов, а именно, из положительного набухания, ослабления и соответственного двигательного ответа — выпрямления листа. Следовательно, если при раздражении два импульса передаются с различными скоростями, то их можно обнаружить совсем иным методом, а именно, по двум различным механическим ответам: выпрямлению и опусканию листа.

При таком соотношении явлений мы сталкиваемся с той трудностью, что

положительный ответ имеет сравнительно небольшую амплитуду, так что он может оказаться незамеченным, если только не использовать большое увеличение. Проще показать наличие положительного импульса, применяя увеличивающее оптическое устройство для записи. Очень легкое зеркальце прикрепляется к оси вращения балансира, одно плечо которого соединено с подвижным листом или листовой пластинкой. При опускании листа вследствие возбуждения происходит поворот оси с зеркальцем, и световой «зайчик», отраженный от зеркала, отклоняется вниз, что свидетельствует о нормальном отрицательном ответе листа. Положительный ответ, т. е. выпрямление листа, опознается по движению «зайчика» вверх. Таким образом, можно увеличить ответные движения в сто и даже в тысячу раз. Оптический метод прост и эффективен. Он также удобен для демонстрации перед большой аудиторией.

Однако большие трудности связаны с получением записи положительного ответа записывающим устройством. Вес писчика затрудняет получение большого увеличения, особенно в случае листовых пластинок, где сила ответного расслабления или сокращения очень мала. Однако, используя чрезвычайно легкий алюминиевый писчик, удалось добиться двадцатикратного увеличения, которое было максимально возможным при этих обстоятельствах. При работе с очень хорошими растениями этого увеличения часто бывает достаточно, чтобы обнаружить положительный ответ. Для уменьшения трения и получения отметки времени записывающая пластинка вибрировала с частотой один или два колебания в секунду. Таким образом, последовательные точки отмечались с интервалами в 1 или 2 сек. Иногда удавалось записывать положительный ответ у *Mimosa*, используя резонирующий регистратор с длинной стрелкой писчика. Частота вибрации писчика в этом случае составляла 5 колебаний в секунду.

Обеспечив, таким образом, два различных метода наблюдений с помощью оптического и записывающего устройств, я перехожу к изложению того,

1) что при использовании любого рода раздражения передаются два импульса, из которых положительный передается быстрее отрицательного;

2) что такие двойные импульсы обнаруживаются не у каких-то особых растений, а у самых различных видов. Поэтому можно считать, что это явление носит универсальный характер.

ДВОЙНЫЕ ИМПУЛЬСЫ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ РАЗДРАЖЕНИЯХ

Итак, мы знаем, что положительный ответ можно отделить от отрицательного, используя различную скорость проведения этих двух импульсов. Отставание одного импульса от другого может увеличиться, если 1) взять экземпляр растения, обладающий низкой скоростью проведения возбуждения, и 2) нанести раздражение на расстоянии от отвечающего органа. Сле-

дует помнить, что скорость проведения не только различна у разных видов растений, но также до некоторой степени варьирует у разных представителей одного и того же вида. Кроме того, проведение при слабом раздражении медленнее, чем при сильном. Это сказывается на обычно получаемых результатах, когда время распространения гораздо короче при сильном раздражении тепловым ударом, чем при умеренном раздражении постоянным током.

Другой интересный факт, который привлек мое внимание, заключался в том, что скорость проведения в стебле, как правило, меньше, чем в черешке. Кроме того, происходит потеря времени при переходе возбуждения из стебля в лист. Используя это явление, можно, когда это необходимо, получить длинные периоды проведения, нанося раздражение умеренной силы на стебель.

Теперь я опишу опыты, дающие количественные результаты. В этих опытах демонстрируется наличие двух различных импульсов при различных формах раздражения. Опыты проводились на *Biophytum sensitivum*.

Тепловое раздражение. Для получения тепловых ударов использовали электротермический раздражитель. Запись проводили с помощью вибрирующего регистратора с частотой колебаний 1 раз в секунду. В опыте, запись которого приведена на рис. 96, раздражение наносилось на черешок на расстоянии 50 мм от отвечающей листовой пластинки. Из записи видно, что на раздражение последовательно появлялись два различных ответа противоположного знака. Положительный, или выпрямляющий ответ, представленный нижней кривой, наступил через 1,5 сек. после действия теплового удара. Возбудительный, или отрицательный ответ происходил гораздо позднее, а именно, через 22 сек. после раздражения. Скорость положительного импульса в данном случае равна 33 мм/сек, а отрицательного — 2,3 мм/сек.

Из только что описанного опыта ясно, что отдельное раздражение ведет к возникновению двух импульсов: положительного и отрицательного. Положительный распространяется с большой скоростью и вызывает выпрямление листовой пластинки и увеличение набухания. Отрицательный, или возбудительный импульс распространяется с меньшей скоростью и вызывает в отвечающем органе уменьшение набухания, сокращение и опускание листа.

Указывалось, что время проведения сравнительно велико, когда раздражение наносилось на стебель, а не на черешок. Это ясно видно из результатов

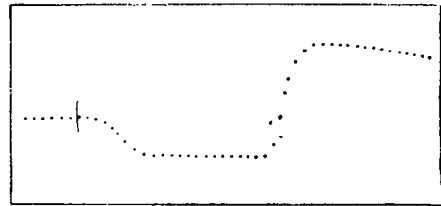


Рис. 96. Положительный и следующий за ним отрицательный импульс у *Biophytum* возникают при однократном непрямом тепловом раздражении

В этой и последующих записях снижение кривой соответствует положительному, а повышение кривой — отрицательному ответу. Частота колебаний один раз в секунду

опыта, который сейчас будет описан. Сначала тепловое раздражение было нанесено на стебель на расстоянии 20 мм от отвечающей листовой пластинки и 10 мм от черешка. Положительный ответ наступил через 3 сек., а отрицательный — через 21 сек. после наложения теплового удара. Затем раздражение было нанесено на расстоянии 20 мм от черешка. Если скорость проведения в стебле и в черешке будет одинаковой, то отрицательный импульс достигнет листовой пластинки через $\frac{20}{30} \times 21$ сек., т. е. через 14 сек.

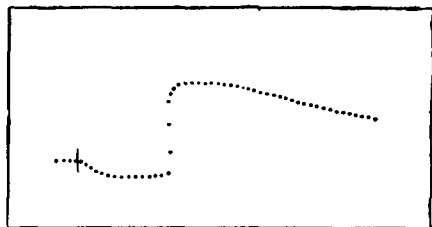


Рис. 97. Положительный ответ и следующий за ним отрицательный у *Biophytum* при нанесении химического раздражителя. Последовательные точки наносятся с интервалом в 1 сек.

Вместо этого период проведения в черешке оказался гораздо короче, а именно, 6 сек.

Результаты этих двух опытов обобщены в табл. 1.

Химическое раздражение. Следующая запись была произведена при раздражении, вызванном наложением капли соляной кислоты на черешок на расстоянии 30 мм от отвечающей листовой пластинки. Из записи (рис. 97) видно, что положительный ответ произошел через 1 сек., а отрицательный — через 14 сек. после приложения раздражения.

Индукционный удар. Раздражение наносилось на черешок на расстоянии 30 мм. Положительный ответ был получен через 2 сек., а отрицательный — через 14 сек. после приложения раздражения.

Постоянный ток. В данном случае раздражение вызывалось при замыкании на катоде. Расстояние, проходимое импульсом, было равно 20 мм.

Таблица 1

Разница во времени проведения в стебле и черешке

№	Расстояние	Время проведения + импульса, сек	Время проведения — импульса, сек,
1	а) Стебель 10 мм и черешок 20 мм	3	21
	б) Только черешок 20 мм	2	6
2	а) Стебель 15 мм и черешок 20 мм	3	27
	б) Только черешок 20 мм	2	5

Положительный импульс проходил это расстояние в 3 сек., отрицательный за более длинный период, а именно, за 9 сек.

Разряд конденсатора. Расстояние отвечающей листовой пластинки от точки нанесения раздражения было равно 25 мм. Положительный импульс достигал листовой пластинки спустя 4 сек. после разряда, но время проведения отрицательного было гораздо больше, а именно, 15 сек.

Таблица 2

Проведение положительного и отрицательного импульсов у *Biophytum*
при разных методах раздражения

№	Проводящий орган	Раздражение	Расстояние, мм	Время проведения + импульса, сек	Время проведения — импульса, сек
1	Черешок	Термическое	20	2	5
2	То же	То же	20	2	6
3	»	»	50	2	29
4	»	»	40	1	30
5	»	»	65	2,5	50
6	»	»	50	1	22
7	»	Химическое	30	1,5	14
8	»	То же	60	7	16
9	»	Индукционный удар	30	2	15
10	»	То же	60	9	23
11	»	Разряд конденсатора	25	4	15
12	»	Постоянный ток	20	3	9
13	Стебель и черешок	Термическое	35	3	27
14	То же	То же	35	3	30
15	»	»	30	2	45
16	»	»	30	3	21

Выше я привожу таблицу, показывающую действие различных раздражений на разные растения *Biophytum* (табл. 2). В некоторых случаях раздражение наносилось на стебель, и приведенное расстояние составляло сумму длин стебля и черешка, по которым распространился импульс.

Таким образом, было показано, что при действии различных способов раздражения передаются два различных импульса, из которых положительный движется быстрее, чем отрицательный. В этих опытах использовался *Biophytum sensitivum*. Дальше я покажу, что эти результаты относятся не к какому-то определенному растению, а носят универсальный характер.

ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО И ОТРИЦАТЕЛЬНОГО ИМПУЛЬСОВ У РАЗНЫХ РАСТЕНИЙ

Averrhoa carambola. Скорость проведения возбуждения в черешке этого растения мала. Она составляет 1 мм/сек или даже меньше. В первом опыте из этой серии я нанес раздражение индукционным ударом на умеренном расстоянии от отвечающего листа — 10 мм, получена автоматическая запись с помощью вибрирующего регистратора. Последовательные точки наносились с интервалом в 2 сек. Отметим, что ответное движение выпрямления произошло через три интервала, т. е. через 6 сек. Отрицательный ответ наступил гораздо позднее — через 20 сек. (рис. 98).

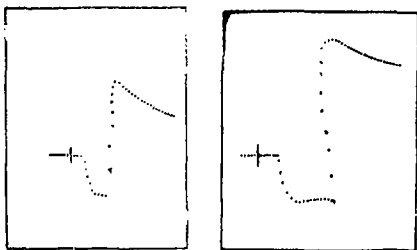


Рис. 98, 99. Положительный и следующий за ним отрицательный ответ у *Averrhoa carambola* при непрямом раздражении

В следующем опыте с другим растением раздражение наносилось на расстоянии, в два раза большем, чем в предыдущем случае, а именно, 20 мм. Положительный ответ наступил через 14 сек., а истинный возбудительный ответ — через 48 сек. после нанесения раздражения (рис. 99).

В опыте с химическим раздражением расстояние прохождения импульса составляло 40 мм. Положительный импульс достиг отвечающей листовой пластинки через 19 сек., а отрицательный им-

пульс — через 50 сек. после нанесения раздражения.

В другом опыте тепловое раздражение было нанесено на расстоянии 70 мм. Периоды проведения для положительного и отрицательного импульсов были соответственно 22 и 65 сек. Таким образом, отрицательный импульс отстал от положительного на 43 сек.

Mimosa pudica. Указывалось, что в объектах, имеющих высокую скорость проведения, подобно черешку *Mimosa*, обнаружение положительного ответа затруднено вследствие его маскировки преобладающим отрицательным ответом. Поэтому то, что мне удалось получить положительный ответ при раздражении черешка у *Mimosa*, является большой случайностью. Этот ответ, приведенный на рис. 100, был получен при нанесении раздражения в точке, отстоящей на 30 мм от отвечающей подушечки. Резонирующий регистратор, использованный для этой записи, имел длинную стрелку писчика. Частота вибраций писчика составляла 5 колебаний в секунду, т. е. последовательные точки отмечают интервалы в 0,2 сек. Видно, что положительный ответ наступил через 0,6 сек., а отрицательный — через 3,2 сек. после нанесения раздражения.

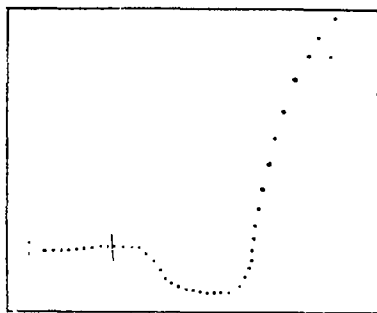


Рис. 100. Запись, показывающая положительный ответ и следующий за ним отрицательный у *Mimosa*

Раздражение наносится на черешок в 30 мм от листовой подушечки. Частота вибраций 5 раз в секунду

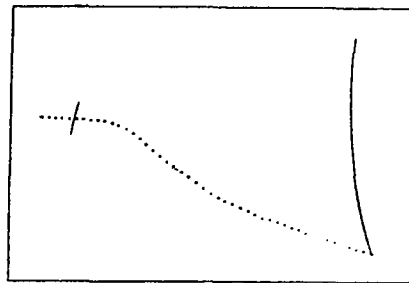


Рис. 101. Положительный ответ, предшествующий отрицательному у *Mimosa*
Раздражение наносилось на стебель. Частота колебаний 1 раз в секунду

Уже указывалось, что, нанося раздражение на достаточном расстоянии на стебле, можно увеличить период проведения до любой желаемой величины. Это видно на рис. 101, где тепловое раздражение было нанесено на стебель *Mimosa* на некотором расстоянии от подушечки. Запись производилась

Таблица 3

Периоды проведения положительного и отрицательного импульсов
в черешке *Averrhoa* и стебле *Mimosa*

№	Растение	Расстояние, мм	Раздражение	Период проведения + импульса, сек.	Период проведения — импульса, сек.
1	<i>Averrhoa</i>	70	Термическое	22	65
2	То же	130	То же	40	95
3	»	10	Индукционный удар	6	20
4	»	20	То же	14	48
5	»	35	Химическое	21	50
6	<i>Mimosa</i>	5	Индукционный удар	0,5	12
7	То же	10	То же	0,6	9,4
8	»	20	»	1	10
9	»	60	»	2	29
10	»	35	Химическое	5	17

на медленно движущейся пластинке с помощью вибрирующего регистратора. Последовательные точки отмечают интервалы в 1 сек. Положительный ответ наблюдался здесь через 4 сек., а отрицательный — через 41 сек. после нанесения раздражения. Отрицательный импульс в этом случае отстал на 37 сек. от положительного.

В табл. 3 можно видеть периоды проведения положительного и отрицательного импульсов у различных растений *Averrhoa* и *Mimosa*.

УСЛОВИЯ, БЛАГОПРИЯТСТВУЮЩИЕ ПРОЯВЛЕНИЮ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО ОТВЕТА

Теперь опишем опыты, которые позволили выяснить условия, благоприятные для обнаружения как положительного, так и отрицательного ответов.

1. **Положительный ответ легче получить, используя слабое раздражение.** Это демонстрируется следующим опытом с *Mimosa*. Последовательные раздражения наносились на одинаковом расстоянии от стебля, а силу раздражения постепенно увеличивали описанным выше способом. Раздражение наносилось на расстоянии 10 мм. Частота вибрации писчика составляла 5 колебаний в секунду. Первая, самая нижняя, запись из этой серии (рис. 102)

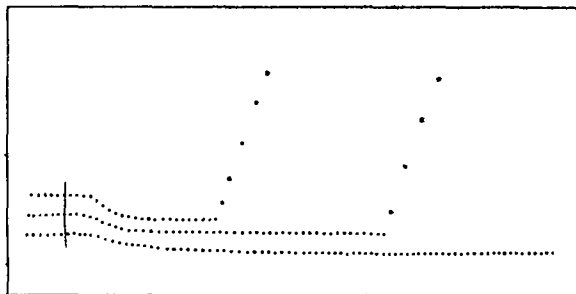


Рис. 102. Действие силы раздражения на возникновение положительного и отрицательного ответов

Нижняя запись получена при силе раздражения, равной 1, средняя — 5, а верхняя — 8 единицам. Частота вибраций 5 раз в секунду

была произведена при силе раздражения, равной 1. Как видно из рисунка, при сравнительно слабом раздражении наблюдается только один выпрямляющий ответ, свидетельствующий о положительном изменении набухания, он возникает через 0,7 сек. после нанесения раздражения. Никаких признаков отрицательного ответа после этого не было. После обычного интервала в

20 мин. была произведена следующая, средняя запись при повышенной силе раздражения, равной 5 единицам. Здесь мы наблюдаем отрицательный ответ вслед за положительным. Положительный ответ наступил через 0,6 сек., а отрицательный — через 9,4 сек. после нанесения раздражения. Наконец, сила раздражения была увеличена до 8 единиц, положительный ответ наступал через такое же время, как и прежде, — через 0,6 сек., однако отрицательный, или возбудительный ответ наступил раньше, чем в предыдущем случае, а именно, через 4,6 сек. вместо 9,4 сек.

В опыте с другим растением положительный ответ наступил через 0,5 сек. после нанесения раздражения силой 2. Отрицательной ответной реакции в этом случае не было. Точка нанесения раздражения отстояла во всех случаях на одно и то же расстояние, а именно, на 10 мм.

Т а б л и ц а 4

Влияние силы раздражения на положительный
и отрицательный ответы у *Mimosa*

Растение	Сила раздражения	Период проведения + импульса, сек.	Период проведения — импульса, сек.
1	1	0,7	Отрицательный отсутствует 9,4 4,6
	5	0,6	
	8	0,6	
2	2	0,5	Отрицательный отсутствует 12
	4	0,5	

Когда сила раздражения повышалась до 4, после положительного ответа наступал отрицательный. Первый наступал через 0,5 сек., а последний через 12 сек. после нанесения раздражения (табл. 4).

Из этих опытов видно, что в то время как при слабом раздражении мы получаем только положительный ответ, при увеличении силы раздражения вслед за положительным ответом появляется отрицательный, или возбудительный ответ. Другой заслуживающий внимания факт заключался в том, что повышающаяся сила раздражения увеличивала заметным образом скорость проведения отрицательного, или возбудительного импульса, при этом почти совсем не оказывая действия на скорость положительного импульса. Например, в первом опыте из этой серии время проведения отрицательного импульса сократилось с 9,4 до 4,6 сек. при увеличении раздражения от 5 до 8, а период проведения положительного импульса не изменился и остался равен 0,6 сек.

2. Положительный ответ легче получить при действии слабого раздражения на расстоянии. Чтобы продемонстрировать это, слабое раздражение

наносилось на стебель *Mimosa* на расстоянии 20 мм от отвечающей подушечки. В этом случае наблюдается только положительный ответ, наступающий через 1 сек. после нанесения раздражения. Если сократить расстояние вдвое, то мы обнаружим и отрицательный ответ. Видно, что положительный ответ наступает через 0,8 сек. после нанесения раздражения. Следует отметить, что сокращение расстояния вдвое вызывает лишь небольшое уменьшение периода проведения положительного ответа, а именно, с 1 до 0,8 сек. Период прохождения отрицательного импульса, напротив, претерпевает уменьшение при сокращении расстояния.

Таким образом, было показано, что когда слабое или умеренное раздражение наносится на сравнительно большом расстоянии от чувствительного органа, то наступает только положительный ответ. При сокращении расстояния появляется противоположный отрицательный ответ, причем сначала он бывает отделен от положительного ответа значительным промежутком времени. По мере дальнейшего уменьшения расстояния этот промежуток сокращается. Затем, как мы увидим далее, положительный ответ маскируется преобладающим отрицательным.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО ОТВЕТА

Теперь я рассмотрю различные характеристики, отличающие положительный ответ от отрицательного.

1. Положительный импульс распространяется значительно быстрее отрицательного.

2. Положительный ответ проявляется, если сила раздражения была умеренной или слабой и если оно наносится на расстоянии. При этом полупроводящие ткани более подходящи для его обнаружения, чем сильнопроводящие.

3. В то время как повышение силы раздражения приводит к увеличению скорости отрицательного импульса, оно почти или совсем не вызывает изменений скорости положительного импульса. Так, из таблицы 4 видно, что при увеличении силы раздражения от 5 до 8 единиц и сокращении времени проведения отрицательного импульса с 9,4 до 4,6 сек. не произошло изменений периода проведения положительного импульса, который остался равным 0,6 сек.

4. Если сократить расстояние проведения, скажем, вдвое, период проведения отрицательного импульса также сократится вдвое. Однако в отношении положительного импульса уменьшение будет очень мало. Так, на рис. 103 находим, что на расстоянии 20 мм период распространения положительного импульса составлял 1 сек. Когда же расстояние было уменьшено в два раза, период проведения сократился не до половины секунды, а до 0,8 сек.

Из этих данных трудно прийти к какому-либо определенному заключению относительно природы положительного импульса. Имеет ли этот импульс физическую или физиологическую природу? Если первую, то может ли он быть гидромеханическим? При действии слабого раздражения на расстоянии мы наблюдаем положительное изменение набухания в отвечающей

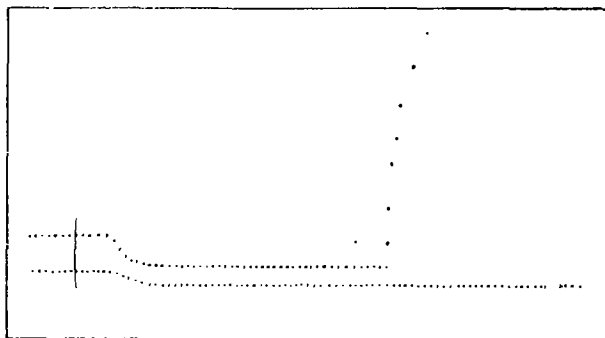


Рис. 103. Влияние уменьшения расстояния при нанесении раздражения на ответ

Раздражение, наносившееся на расстоянии 20 мм, приводило к возникновению только положительного ответа (нижняя запись). Уменьшение расстояния наполовину приводило к положительному и отрицательному ответам (верхняя запись). Частота вибраций равнялась 5 колебаниям в секунду

подушечке, расслабление и выпрямление листа, вызванное, очевидно, притоком воды. Это предполагает вытеснение воды из какого-то другого места, возможно, из точки раздражения. Можно предположить, что активное сокращение, наблюдающееся в растительных клетках при возбуждении, ведет к тому, что сок вытесняется и дает начало гидравлической волне. При таком допущении можно рассматривать импульс как гидромеханический. Однако определенных экспериментальных доказательств в поддержку этой теории нет. Сейчас я опишу опыт, который я поставил для разрешения этого вопроса. К сожалению, полученные результаты оказались не настолько убедительными, как хотелось бы.

Следует ясно понять, что даже если и было бы обнаружено, что положительный импульс является гидромеханическим, это никак не изменило бы наших представлений о распространении возбуждательного, или отрицательного импульса. Если бы отрицательный ответ происходил вследствие действия положительного импульса, то он должен наступить через определенный интервал после положительного. Этот интервал должен быть равным латентному периоду отвечающей подушечки.

Уже показывали, что средний латентный период листовой подушечки первого порядка у *Mimosa* равен 0,1 сек. Даже при неблагоприятных условиях никогда не встречали латентного периода длиннее 0,3 сек. Латентный период листовой пластинки *Biophytum* или *Averrhoa* составляет около 0,4 сек. Следовательно, за величину латентного периода перечисленных выше различных чувствительных растений можно принять 1 сек. Если между положительным и отрицательным ответами существует причинно-следственная связь, то отрицательный ответ будет наступать не позже, чем через секунду после положительного. Но это не совсем так. Обращаясь к рис. 101, мы находим, что положительный импульс достигал подушечки на 4 сек. позже нанесения раздражения, а возбудительный ответ наступал не через 1 сек., а через 37 сек. после него!

В табл. 5 приведены очень растянутые периоды, которые часто имеют место между приходом положительного импульса и началом возбудительного ответа.

Таблица 5

Различие периодов между приходом положительного импульса и началом возбудительного ответа, сек.

Растение	Период проведения + импульса	Период проведения — импульса	Различие во времени
<i>Mimosa</i>	4	41	37
<i>Biophytum</i>	2	29	27
»	2,5	50	47,5
<i>Averrhoa</i>	22	65	43
»	40	95	55

Только что описанные результаты вместе с тем фактом, что можно получить положительный ответ, за которым следует отрицательный, позволяют сделать вывод о том, что возбудительный ответ независим от положительного импульса. Физиологический характер отрицательного ответа можно еще более полно продемонстрировать с помощью различных четких опытов, описанных в предыдущей главе.

Чтобы решить вопрос о физическом или физиологическом характере положительного импульса, я испытал местное действие холода на скорость проведения. Было обнаружено, что в то время как умеренное действие холода задерживает проведение отрицательного импульса, оно слабо влияет на замедление проведения положительного. Дальнейшее исследование физиологического блока, вызываемого чрезмерным охлаждением, было, однако, менее удовлетворительным. Этот блок не только задерживает отрицательный импульс, но иногда также приводит к полному исчезновению положительного. Однако последний результат нельзя считать убедительным.

Амплитуда положительного ответа обычно очень мала, и при неблагоприятных обстоятельствах она может уменьшиться до такой величины, которую невозможно обнаружить. При таких условиях вопрос о характере положительного импульса можно считать в настоящее время открытым.

МАСКИРОВКА И ВЫЯВЛЕНИЕ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО ДЕЙСТВИЯ

Было показано, что при сокращении расстояния от точки нанесения раздражения период проведения отрицательного импульса сокращается в большей степени по сравнению с положительным. Если точка нанесения раздражения находится на некотором расстоянии, то отрицательный импульс заметно отстает от положительного, но если это расстояние сократить, то отставание начинает уменьшаться. Таким образом, если заметно уменьшить расстояние, положительный ответ будет маскироваться преобладающим отрицательным.

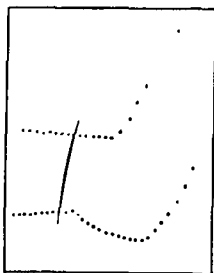


Рис. 104. Влияние уменьшения расстояния от точки нанесения раздражения

Нижняя запись отображает двухфазный ответ *Biophytum*: за положительным следует отрицательный. При нанесении раздражения ближе наблюдается маскировка положительного ответа отрицательным (верхняя запись). Частота колебаний — 1 раз в секунду

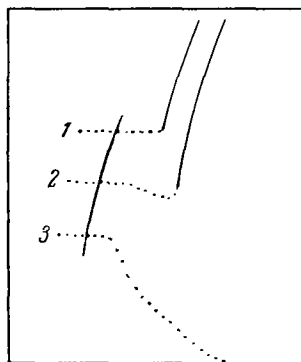


Рис. 105. Положительный (3), двухфазный (2) и отрицательный (1) ответ у *Mimosa*, происходящий при постепенном уменьшении расстояния от точки нанесения раздражения

В опыте с *Biophytum* электрический раздражитель наносился на расстоянии 30 мм от отвечающей листовой пластинки. Положительный ответ начинался через 2 сек. после нанесения раздражения и удерживался в течение 12 сек. Затем до листовой пластинки доходил отрицательный импульс, который приводил к возникновению противоположного отрицательного ответа (рис. 104). Период проведения отрицательного импульса на расстоянии 30 мм равен 14 сек. Затем расстояние сократили вдвое, т. е. до 15 мм, и при повторении раздражения было найдено, что положительный импульс маскируется и наблюдается только отрицательный ответ через 6,5 сек.

Далее опишу другой опыт, выполненный с *Mimosa*. Раздражение наносилось на стебель на расстоянии, достаточно большом, чтобы получить только положительный ответ. Это видно из нижней записи на рис. 105. Точка нанесения раздражения была затем перенесена несколько ближе, в результате чего возник двухфазный ответ, в котором за положительным ответом следовал отрицательный, как это видно на средней записи. И, наконец, при еще более близком нанесении раздражения положительный ответ полностью маскировался преобладающим отрицательным.

До сих пор мы разбирали вопрос о подавлении положительного импульса отрицательным. Иногда можно выявить подавленный положительный импульс, разделяя эти импульсы с помощью дифференциального действия холода. Сначала раздражение наносится на стебель на расстоянии, достаточно близком, чтобы вызвать отрицательный ответ. Затем вокруг промежуточного проводящего участка стебля обертывается полоска материи и этот участок постепенно охлаждался. В результате охлаждения скорость проведения истинного возбуждения сокращалась.

С помощью осторожного и постепенного охлаждения промежуточного участка мне часто удавалось превратить отрицательный ответ в двухфазный, в котором отрицательный следовал за положительным. При дальнейшем охлаждении появлялся только положительный ответ. В случае двухфазного ответа такой результат достигался вследствие понижения скорости проведения на холоду, в результате чего отрицательный ответ отставал от положительного. В случае превращения ответа в положительный это происходило вследствие задержки возбуждательного отрицательного импульса.

ПРЯМОЕ И НЕПРЯМОЕ ДЕЙСТВИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ

Эффект, вызванный действием раздражения, изменяется, как мы видели, в зависимости от места раздражения. Раздражение можно нанести или непосредственно на реагирующий орган, или на некотором расстоянии от него. Следуя обычной терминологии, мы будем обозначать первое *прямым раздражением*, а второе — *непрямым раздражением*. Если нанести раздражение непосредственно на отвечающий орган, то вызывается возбуждательное опускание листа, сопровождающееся сокращением и отрицательным изменением набухания. Эту особую реакцию мы будем обозначать как *прямое действие* раздражения. Напротив, когда слабое раздражение наносится на расстоянии, обнаруживается только положительный ответ в виде поднятия листа, сопровождающегося расслаблением и положительным изменением набухания. Для простоты мы будем обозначать эту особую реакцию как *непрямое действие* раздражения. Если проводимость ткани достаточно высока и раздражение достаточно сильно, то возбуждательный отрицательный ответ маскирует положительный. В таком случае действие непрямого раздражения одинаково с действием прямого. Но если проводимость ткани неве-

лика или раздражение слабо, либо приложено на слишком большом расстоянии, то мы получим положительное, или *непрямое действие*.

Таким образом, два диаметрально противоположных эффекта можно вызвать одинаковым раздражением в зависимости от прямого или непрямого приложения. До сих пор не подозревали о существовании положительного, или непрямого действия раздражения. Его нужно принимать в расчет при расшифровке сложности реакции отвечающего органа. Итак, законы *прямого и непрямого действия* можно сформулировать следующим образом:

Ответ органа на сильное возбуждение, переданное на короткое расстояние или по хорошо проводящему каналу, отрицателен и одинаков с ответом при прямом раздражении. Ответ сопровождается отрицательным изменением набуханий, сокращением, опусканием листа и появлением электроотрицательности. Это прямое действие раздражения.

Действие слабого раздражения, переданного на большое расстояние или по плохо проводящему каналу, положительно. Ответная реакция сопровождается положительным изменением набухания листа и появлением электроположительности. Это не прямое действие раздражения.

Выводы

Одиночное раздражение вызывает в растении два импульса. Положительный движется быстрее и вызывает положительный, или выпрямляющий ответ в отвечающем листе. Отрицательный, или возбудительный импульс движется медленнее и вызывает в отвечающем листе сократительное опускание. Законы *прямого и непрямого действия* раздражения таковы:

Ответ органа на сильное возбуждение, переданное на короткое расстояние или по хорошо проводящему каналу, отрицателен. Ответ сопровождается отрицательным изменением набухания, сокращением, опусканием листа и появлением электроотрицательности.

Действие слабого раздражения, переданного на большое расстояние или по плохо проводящему каналу, положительно. Ответ сопровождается положительным изменением набухания, поднятием листа и появлением электроположительности.

Глава XIV

ПОЛЯРНОЕ ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ТОКА ПРИ ВОЗБУЖДЕНИИ РАСТЕНИЙ

Полярные эффекты в животных тканях, — Аномальные реакции у Protozoa — Монополярный метод — Коммутатор — Возбуждающее полярное действие у растений — Метод записи — Действие восходящего и нисходящего тока на животных и растениях — Записи, дающие соотношения во времени — Реохорд — Измерение ЭДС и тока — Распределитель напряжения

В одной из предыдущих глав я коротко остановился на некоторых интересных явлениях, которые я наблюдал в растительной ткани при включении и выключении постоянного тока. Хорошо известно, что в случае животных тканей постоянный электрический ток оказывает определенное характерное воздействие. Найдено, что при действии слабого тока на мышечный препарат возбуждательное сокращение начинается в момент внезапного возникновения тока в точке катода, т. е. там, где ток покидает ткань. На аноде, в точке входа тока, такое явление не наблюдается. В случае слабого тока возбуждение не наблюдается при прекращении тока ни на аноде, ни на катоде. Следует помнить, что эти внешние проявления возбуждения вызываются внезапным изменением тока. Они отсутствуют, если изменение тока происходит очень постепенно.

Такие возбуждательные явления наблюдаются не только при прямом, но и при непрямом действии тока. Если, скажем, два электрода присоединены к нерву нервно-мышечного препарата, возбуждение слабым током возникает только при «замыкании» на катоде. Это возбуждение затем передается по нерву и вызывает сокращение мышцы.

Было установлено, что это особого типа явление отнюдь не является универсальным. При работе с полярным действием тока у *Protozoa* Кюне, Ферворн и другие обнаружили более или менее противоположные явления. Поэтому некоторыми был сделан вывод о том, что закон полярного действия в нефибриллированной протоплазме полностью отличен от того, что обычно обнаруживается в тканях животных.

Однако я могу показать, что реакции недифференцированной протоплазмы растения в общем идентичны реакциям высокодифференцированных тканей животных. Более того, опыты с растениями привели меня к открытию того, что так называемый закон Пфлюгера не полностью обобщает полярные реакции, происходящие в живых тканях. Так, будет показано, что при высокой электродвижущей силе возникает новый класс явлений, носящих более или менее противоположный характер по отношению к нормальным реакциям. Из этих соображений станет понятным, что явления, обнаруженные у *Protozoa*, следует считать менее аномальными, чем это до сих пор предполагалось.

Изучение полярного действия электрического тока у растений я начал с простого случая, используя листовую подушечку *Mimosa* как сократительный орган, с помощью которого можно определить возбудительное действие. Для необходимых электрических соединений используется надежная форма неполяризующегося электрода. Он состоит из стеклянной трубки, нижняя часть которой заполнена каолиновой пастой, смоченной нормальным соевым раствором. Из каолина свисает нитка и осуществляет контакт с растением. Верхняя часть трубки, над каолиновой пастой, заполнена насыщенным раствором сульфата цинка; амальгамированная тонкая цинковая проволока опущена в сульфат цинка и служит электродом. При монополярном методе исследования один электрод присоединяется к подушечке или вблизи от нее, а другой — к удаленной индифферентной точке ниже на главном стебле.

Для внезапного включения или выключения тока или для превращения электрода то в анод, то в катод, мы пользовались коммутатором Поля, или переключателем (рис. 106). Когда коммутатор находится в среднем положении, ток прерван. Когда он повернут налево, ток входит в растение через стебель и покидает его через подушечку, которая, таким образом, является катодом. Если коммутатор повернут немного направо, ток мгновенно изменяет направление, и подушечка становится анодом.

Для опыта я взял очень чувствительный лист *Mimosa*. Электрические соединения осуществлялись уже описанным способом. Было найдено, что электрическое сопротивление растительной ткани между двумя точками контакта составляло полмиллиона ом. Оказалось, что ЭДС в 4 в была достаточной для вызывания возбуждения при замыкании, когда листовая подушечка была катодом. Сила возбуждающего тока была невелика и составляла 8 мка. Следует заметить, что 1 мка — это одна миллионная часть ампера. Когда коммутатор был повернут налево, подушечка мгновенно превращалась в катод, и это вызывало возбудительное опускание листа. Уже говорилось о том, что возбуждающее действие в общем вызывается внезапным изменением, а не продолжительным прохождением тока. Следовательно, если после возбудительного опускания листа продолжить пропускание тока, лист снова поднимется и восстановит свою возбудимость. Теперь разомкнем ток —

это не вызывает возбуждения. Затем поворачиваем коммутатор направо, листовая подушечка становится анодом. Возбуждение при этом опять не возникает. Возбуждение на аноде не возникает также при размыкании.

Таким образом, видно, что при *слабом* токе полярный эффект у *Mimosa* точно такой же, как и у животных, а именно, возбуждение возникает только на катоде при замыкании.

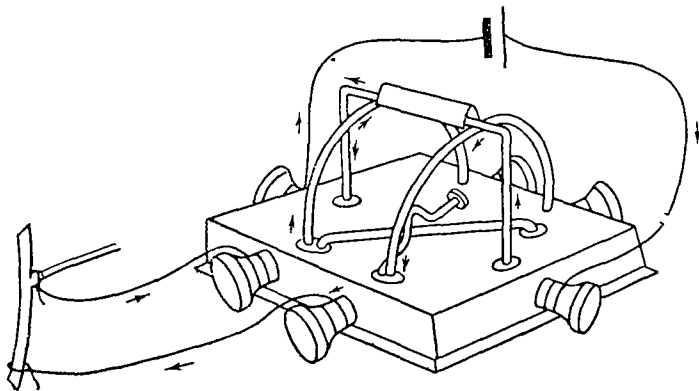


Рис. 106. Коммутатор Поля для получения замыкания и размыкания на катоде или аноде

Описав, таким образом, основную реакцию растительных тканей при действии слабых токов, мы должны далее изучить действие более сильных токов и изменения, которые могут возникнуть в нормальных реакциях при изменении как внутренних, так и внешних условий. Бесспорное доказательство этих положений можно получить лишь тогда, когда будет возможна автоматическая запись, осуществляется самим растением. Мне удалось это обеспечить с помощью ранее описанного метода с использованием добавочного устройства, позволяющего отмечать отдельными сигналами в нижней части записи момент воздействия анода или катода, продолжительность действия, размыкание, период покоя и т. д. Для этого на поворачивающийся ключ коммутатора прикрепляется, как на ось, диск. Полуоборот этой оси влево или вправо или ее положение посередине превращает подушечку то в катод, то в анод или вызывает размыкание тока. На поверхность диска намотана нить так, что когда ось коммутатора поворачивается в одном направлении, нить наматывается, а когда в противоположном направлении — нить разматывается. Эта нить соединена и намотана на второе колесико с длинной стрелкой, которая служит отметчиком. Это второе колесико помещалось выше записывающей пластинки, так, чтобы конец стрелки

находился на той же вертикальной линии, но немного ниже, что и писчик, записывающий ответ. Если ключ коммутатора повернуть налево, внезапно появляется ток, и подушечка становится катодом. Отметчик, который к этому времени чертил горизонтальную линию, одновременно сделает отметку вверх, как это видно на записи (рис. 107). Во время прохождения тока отметка будет оставаться горизонтальной, но будет проходить несколько

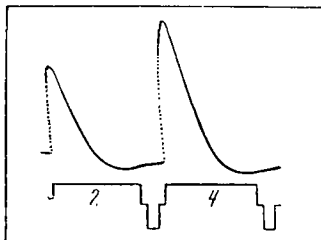


Рис. 107. Запись полярного возбуждения при слабом токе

Видно, что ответ происходит на катоде при замыкании. Отметка разд-
ражения внизу указывает на замыкание или размыкание на катоде
или аноде. Прочерк вверх, выше исходной линии, указывает на замы-
кание на катоде; прочерк вниз указывает на замыкание на аноде

выше. Размыкание катода будет отмечено чертой вниз до исходного уровня. Замыкание на аноде вызывается поворотом ключа направо. Это отмечено на записи чертой вниз, ниже исходного уровня. Горизонтальная линия ниже исходного уровня указывает продолжительность действия анода. Черта вверх, до исходного уровня, указывает на размыкание на аноде.

На рис. 107 воспроизведены две записи, показывающие полярную реакцию при действии слабого тока на второй, еще более чувствительный экземпляр. Эффективной в данном случае оказалась ЭДС всего лишь в 2 в. Видно, что ответ возник только при замыкании на катоде, а при размыкании на катоде и замыкании и размыкании на аноде ответа не последовало. Следующий ответ был получен при действии увеличенной ЭДС, равной 4 в. Приведенные результаты сходны с полученными в предыдущем случае, различие состоит лишь в усилении возбуждательного ответа на катоде при замыкании вследствие повышения напряжения.

Возбуждение при восходящем и нисходящем токе

При использовании вышеописанного монополярного метода мы наблюдали действие одного отдельного электрода, изолированного от другого. Но если оба электрода помещены на проводящую ткань, то такой разобща-

ющей изоляции нет, и возбуждение, возникшее у любого из электродов, может передаться к терминальному двигательному органу и вызвать там сократительный ответ. Пример этого мы имеем в нервно-мышечном препарате лягушки, когда при действии слабого тока происходит сокращение мышцы при замыкании как восходящего, так и нисходящего тока в нерве. Термины «восходящий» и «нисходящий» могут показаться путанными, если мы вспомним, что ток считается нисходящим, когда он идет к отвечающему

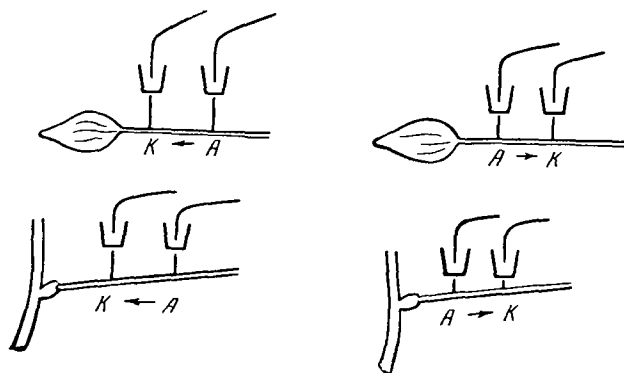


Рис. 108. Возбуждение нервно-мышечного препарата или препарата черешок — подушечка восходящим или нисходящим током

Двигательные органы расположены слева. Нерв мышца (верхний рисунок); черешок-подушечка (нижний рисунок)

двигательному органу. В случае нисходящего тока на нервно-мышечном препарате катод расположен проксимально относительно отвечающей мышцы. При восходящем токе катод расположен дистально.

Как уже указывалось, возбуждение должно пройти через область анода, прежде чем оно сможет достичь двигательного органа. Анод обычно вызывает угнетение проводимости, которое может даже блокировать проведение возбуждения. Однако в настоящем случае это блокирующее действие неэффективно по отношению к слабому току.

Тот факт, что именно проксимальный катод при нисходящем и дистальный катод при восходящем токе соответственно образуют места возбуждения, может быть доказан путем проведения измерений интервалов времени между замыканием тока и ответом мышцы. При нисходящем токе этот интервал должен быть короче, поскольку в этом случае катод расположен проксимально. Оказалось, что в действительности так и есть.

Было найдено, что черешок и листовая подушечка *Mimosa* обладают очень сходными свойствами. В этом случае черешок содержит проводящую

ткань, а листовая подушечка является наглядным двигательным органом. Параллелизм этих двух примеров хорошо понятен, если обратиться к рис. 108.

Как при восходящем, так и при нисходящем слабом токе у *Mimosa* наблюдалось возбуждение на катоде при замыкании, что соответствует данным, полученным на нервно-мышечном препарате. Чтобы доказать наличие возбуждения при замыкании на проксимальном катоде для нисходящего тока и на дистальном катоде для восходящего тока, было зарегистрировано время этих процессов (рис. 109). Проксимальный электрод помещался на расстоянии 2,5 мм, а дистальный — на расстоянии 15 мм от листовой подушечки. Следовательно, расстояние между электродами равнялось 12,5 мм. Регистрация времени проводилась обычным способом. Вибрационный регистратор имел 20 колебаний в секунду. Приложенная ЭДС равнялась 6 в. Были получены две кривые: верхняя в результате действия нисходящего, а нижняя — восходящего тока.

При сравнении записей, представленных на рис. 109, видно, что ответ под влиянием нисходящего тока, т. е. при проксимальном катоде, возник раньше.

Теоретически разница между двумя записями должна быть равна времени, необходимому для распространения возбуждения между электродами, т. е. на 12,5 мм. Этот интервал должен быть равным $\frac{12,5}{V}$, где V есть скорость проведения для данного растения. Скорость можно легко вывести из самих записей. На верхней записи мы видим, что ответ возник спустя 8 интервалов, каждый из которых соответствует $\frac{1}{20}$ сек. Поэтому истинное время, затраченное раздражением на прохождение расстояния в 2,5 мм, равно $\frac{8}{20} - L$, где L есть латентный период листовой подушечки, средняя величина которого равна, по нашим данным, 0,1 сек. Следовательно, $V = \frac{2,5}{0,3} = 8,3$ мм/сек.

Из второй записи мы находим, что истинное время, затраченное возбуждением на прохождение расстояния в 15 мм, равно $1,8 - L = 1,7$ сек.

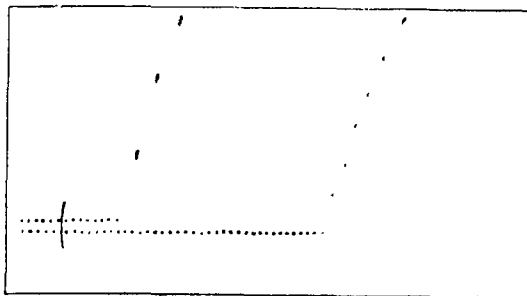


Рис. 109. Запись ответов на замыкание восходящего и нисходящего токов у *Mimosa*

На верхней записи ток был нисходящим, катод был проксимальным по отношению к подушечке. На нижней записи ток был восходящим, катод был дистальным. Частота вибраций регистратора — 20 двойных колебаний в секунду

$V = \frac{15}{1,7} = 8,8 \text{ мм сек.}$ Средняя скорость, полученная из этих двух записей, равна $8,6 \text{ мм/сек.}$ Следовательно, разница во времени между возбуждением восходящим и нисходящим током должна равняться времени, затраченному возбуждением на преодоление расстояния между электродами, равного $12,5 \text{ мм.}$ Поэтому эта разница должна равняться $\frac{12,5}{8,6} = 1,4 \text{ сек.}$

Можно легко убедиться в том, что в действительности получилось то же самое, если просто подсчитать разницу во времени по количеству точек на этих двух записях. При подсчете мы находим, что разница составляет 28 интервалов, каждый из которых соответствует $\frac{1}{20} \text{ сек.}$ Так что разница во времени действительно равна $1,4 \text{ сек.,}$ что точно согласуется с теоретическими рассуждениями.

Действие восходящего и нисходящего индукционных ударов

В случае животных тканей известно, что одиночный индукционный удар умеренной силы эффективен при начале действия тока и неэффективен при окончании. Следовательно, здесь, как и в случае постоянного тока, возбуждение возникает в области катода. В случае растений я обнаружил то же самое. Возбуждающие электроды

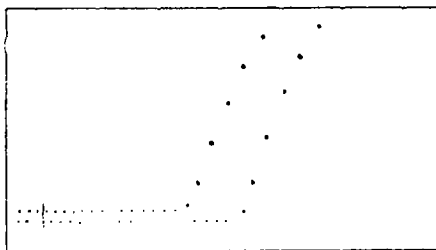


Рис. 110. Записи, выявляющие различие во времени между ответами на восходящий и нисходящий индукционный удар

Расстояние между двумя электродами — 5 мм. Верхняя запись получена при положении катода ближе к подушечке. Частота вибраций регистратора — 20 двойных колебаний в секунду

от индукционной катушки помещались в двух точках черешка на расстоянии 5 мм друг от друга. При одиночном индукционном ударе силой, равной 2, производились две записи сначала в нисходящем, а потом в восходящем направлении. На первой, или верхней из этих записей (рис. 110) проксимальный электрод служил катодом; на нижней катод был дистален. Из этих двух опытов можно будет увидеть, что если именно катод является местом возбуждения, то распространение возбуждения до подушечки будет быстрее, когда катод близок, и медленнее, когда катод далеко. Из записей ясно, что именно это мы и получили. Воз-

буждение наступило раньше, когда катод проксимален, и позднее, когда катод дистален. Более того, мы находим, что разница во времени между моментами прихода возбуждения в этих двух случаях представлена шестью интервалами, по $0,05 \text{ сек.}$ каждый. Следовательно, задержка вследствие

проведения на дополнительное расстояние в 5 мм во втором случае равна 0,3 сек. Скорость проведения равна поэтому 16 мм/сек, что составляет среднюю скорость проведения в черешке *Mimosa*.

После получения этих характерных явлений у *Mimosa* при действии слабого электрического тока мы должны выяснить, присущи ли эти явления только этому растению или они носят универсальный характер. Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны провести опыты со всеми видами растений, у которых обнаружена видимая подвижность. После того, как это будет закончено, нам еще нужно будет определить влияние повышающей силы тока, вызванной повышением ЭДС.

Реохорд

Для постепенного повышения ЭДС до 12 в очень удобен реохорд. Он состоит из двух платиновых проволок, натянутых одна рядом с другой. Два платиновых контакта E и E' скользят между этими двумя проволоками. Когда к концам проволок, в точках A и B , присоединена батарея из шести элементов, разность потенциалов в этих двух точках составляет 12 в при нахождении подвижного контакта в крайнем положении справа, разность потенциалов между E и E' равна нулю. Если его передвигать влево, разность потенциалов, или ЭДС между E и E' будет постепенно возрастать, пока при крайнем левом положении не достигнет 12 в. При этом E будет, скажем, положительным, а E' — отрицательным. Электрический ток входит в растение через E , который, следовательно, является анодом. Он покидает растение через E' , который, следовательно, является катодом. Преимущества реохорда заключаются в том, что он позволяет постепенно повышать ЭДС от нуля до максимума и постепенно понижать ее от максимума до нуля. Это важно в некоторых опытах, когда нам нужно изменить данную ЭДС, не вызвав при этом возбуждения. Мы видели, что достаточно постепенное увеличение или уменьшение тока не вызывает возбуждения. Однако, если нужно вызвать возбуждение, то производят внезапное изменение тока внезапным перемещением контактов взад или вперед или внезапно замкнув или разомкнув главную цепь (рис. 111).

Важно знать также приложенную ЭДС и силу тока, проходящего через растение в данном опыте. Для измерения первой шкала, укрепленная на аппарате, может быть предварительно откалибрована так, чтобы дать значения ЭДС при различных положениях скользящих контактов. При этом нужно учесть, что всегда должно использоваться одно и то же количество элементов. Или можно поместить вольтметр между двумя скользящими контактами и с его помощью замерять ЭДС.

Для измерения силы тока, протекающего через растение, используется микроамперметр. Каждое деление этого прибора показывает одну миллионную ампера. Обычно приходится измерять токи силой от 1 до 100 мка.

С помощью соответствующих шунтов можно измерить все эти токи на одном приборе.

Может возникнуть замечание, что в самих измеряющих приборах могут генерироваться индукционные токи, если внезапно замкнуть или разомкнуть главную цепь. Чтобы оградить себя от всяких искажений, которые могут быть внесены подобным образом, необходимо непосредственно во время опыта с растением отключить вольтметр и микроамперметр. По окончании каждого опыта ЭДС и сила тока замеряются вольтметром и микроамперметром.

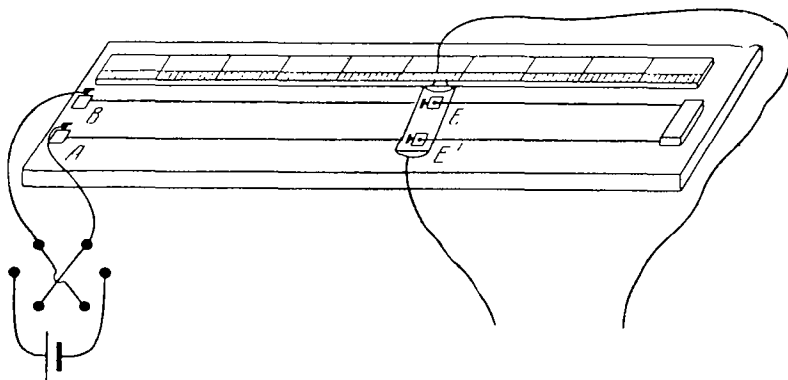


Рис. 111. Реохорд

В опытах, требующих более высокого вольтажа, этот реохорд нельзя использовать, поскольку проволока слишком нагревается. В таком случае мы можем модифицировать реохорд, заменив платиновую проволоку двумя параллельными желобами, содержащими раствор сульфата меди. Вместо пружинных контактов здесь используются две медные пластинки, погруженные в раствор. Эти пластинки, играющие роль подвижных контактов, скользят вдоль желобов. С помощью такого рода электролитического реохорда легко можно получить градуированные значения ЭДС до 100 в. Клеммы А и В соединяются с батареей, состоящей из требуемого числа элементов, имеющих в лаборатории.

Более удобным устройством является портативный набор элементов с распределителем напряжения, с помощью которого можно легко получить любое напряжение до 100 в, изменяя его скачками через 2 в. Можно использовать маленькие элементы плоской формы, имеющие 6 см в ширину, 2,5 см в толщину и 6 см в высоту. Пятьдесят таких элементов, дающих общую ЭДС в 100 в, можно упаковать в маленький ящик 25 на 30 см, имеющий 7,5 см в

высоту. Десять таких элементов объединяются в секции, а сорок — в четыре группы по десять в каждой.

Что касается первых, то десять элементов объединяются в серии так, что положительный полюс первой соединяется с первым выступающим контактом. Отрицательный полюс каждого элемента 1, 2, 3 и т. д. присоединен каждый к своему контакту. Ключ K имеет радиальную ручку, которая при повороте слева направо последовательно замыкает цепь через выступающие контакты. Это позволяет повышать ЭДС между E и E' на 2 в. Максимальная ЭДС, полученная таким способом, при контакте с десятым выступом составляет 20 в (рис. 112). Второй ключ, не показанный на диаграмме, может подобным же образом замыкать контакт с другими выступами, которые соединены с клеммами элементов, размещенных в группах по десяти. Таким образом, количество элементов, которые могут быть включены между двумя электродами, может варьировать от 0 до 50, и ЭДС может при этом повышаться от 0 до 100 в с перепадами в 2 в.

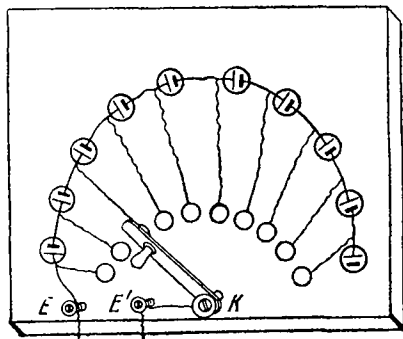


Рис 112. Распределитель напряжения

Итак, найдя подходящий метод получения тока увеличивающейся силы, мы в последующих главах подробно изучим действие слабого, умеренного и сильного токов на различные чувствительные растения.

Выводы

У *Mimosa* при действии тока небольшой силы возбуждение возникает только на катоде при замыкании. В этом отношении полярная реакция у растений одинакова с реакцией животных.

Действие слабого восходящего и нисходящего тока на черешок *Mimosa* сходно с его действием на нервно-мышечный препарат. В обоих случаях возбуждение наступает раньше, когда катод расположен ближе к отвечающему органу.

Как у животных, так и у *Mimosa* одиночный индукционный удар умеренной силы, с точки зрения его полярного действия, эффективен при включении, но не при выключении тока. При действии одиночного восходящего или нисходящего индукционного удара ответ наступает раньше, если катод расположен проксимально.

Глава XV

ПОЛЯРНОЕ ДЕЙСТВИЕ СЛАБОГО И УМЕРЕННОГО ТОКОВ НА РАЗЛИЧНЫЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ

Полярное действие слабого и умеренного тока 1) листовые пластинки Mimosa, 2) листовые пластинки Biophytum, 3) листовые пластинки Neptunia, 4) листовые пластинки Averrhoa carambola, 5) листовые пластинки Averrhoa bilimbi и 6) лист первого порядка Mimosa — При замыкании слабого тока возбуждение возникает только под катодом — При действии умеренного тока возбуждение появляется под катодом в момент замыкания и под анодом при размыкании — Обобщение результатов в таблице

В предыдущей главе я описал некоторые типичные опыты по действию слабого электрического тока на листовую подушечку *Mimosa*.

Чтобы продемонстрировать универсальность этого явления, необходимо было продолжить эти исследования с двигательными органами всех типов растений, обладающих необходимой чувствительностью. Я приведу список использованных растений.

Первое. Листовые пластинки *Mimosa* являются очень чувствительным объектом, хотя при работе с ними приходится преодолевать некоторые трудности. Эти листовые пластинки расположены на четырех подчерешках, радиально отходящих от конца основного черешка. В то время как возбуждение листовой подушечки вызывает опускание листа, в подушечках листовых пластинок оно вызывает поднятие и складывание листовых пластинок.

Второе. Листовые пластинки *Neptunia* умеренно чувствительны. Это растение хорошо растет в водоемах, но при тщательном уходе может расти и в горшках. Возбуждение проявляется в складывании листовой пластинки вверх.

Третье. Листовые пластинки *Biophytum sensitivum* очень чувствительны и превосходно служат для исследования. При возбуждении эти листовые пластинки складывались вниз.

Четвертое. Листовые пластинки *Averrhoa carambola* только умеренно чувствительны. При возбуждении они складывались вниз.

Пятое. Листовые пластинки *Averrhoa bilimbi* обладают возбудимостью, более или менее сходной с *A. carambola*. При возбуждении эти листовые пластинки складываются вниз.

Шестое и последнее. Мы использовали листовую подушечку первого порядка у *Mimosa*, полярные реакции которой уже вкратце обсуждались. В этой и последующей главе будут даны более исчерпывающие серии опытов в связи с ответом листа этого растения.

Этим практически исчерпывается список растительных органов, обладающих чувствительностью. В этой главе будет дано подробное описание реакций различных растений.

Мы обнаружим, что характер этой реакции будет зависеть от силы электрического тока. Эффект, который возникает при действии слабого тока, будет обозначаться как тип I. По мере того, как действующая ЭДС постепенно повышается, этот эффект превращается в тип II. Теперь мы подробно разберем характерные действия слабого и умеренного тока на различные чувствительные органы растений.

В этих опытах я, вообще говоря, использовал биполярный метод, который обладает многими преимуществами по сравнению с уже описанным монополярным методом. При биполярном методе электроды подсоединяются к двум точкам вблизи двух различных двигательных органов. Если повернуть коммутатор направо, правый электрод сразу становится катодом, а левый — анодом. Теперь мы можем обозначить возбуждающие эффекты: замыкание на катоде Km и замыкание на аноде $A'm$. Штрих, поставленный в последнем случае, всегда будет обозначать электрод, находящийся слева. Если цепь разомкнута, мы наблюдаем эффекты размыкания на катоде Kb и размыкания на аноде $A'b$. Затем перекидываем коммутатор налево; анод оказывается справа, что дает нам возможность пометить эффекты $K'm$ и Am . Затем цепь размыкается и происходят $K'b$ и Ab . Нужно отметить, что во второй половине этого цикла операций мы проводили дополнительное испытание для проверки полученного результата посредством противоположного хода опыта.

В начале опыта можно одновременно получить эффект замыкания и на катоде, и на аноде. Эффект размыкания можно наблюдать немедленно после этого, если при замыкании не было возбуждения. Но если возбуждение наступило, ток нужно поддерживать до тех пор, пока возбужденный лист или листовая пластинка не поднимутся сами вновь и не восстановят свою возбудимость. Время, необходимое для этого процесса, составляет от 10 до 15 мин. для листа *Mimosa* и около 3 мин. в случае листовой пластинки *Biophytum*. Только внезапное изменение тока, а не продолжительность его действия, вызывает видимое возбуждение. Теперь можно прервать ток и наблюдать эффект размыкания.

Если желательно изучать действие размыкания независимо от предварительного чрезмерно длительного прохождения тока, которое, как предполагают, вызывает утомление, мы можем предложить следующее. Чтобы не вызвать никакого возбуждения, с помощью уже описанного регулятора напряжения включается ток и постепенно доводится до максимума. Теперь

можно произвести мгновенное размыкание и следить, не проявится ли характерное возбуждение. Применяя этот метод для поддержания нужного тока, можно устранить затяжное восстановление. Чтобы избежать ненужных повторений, укажем, что для изучения действия размыкания использовались оба метода. По существу, отклонение от обычных результатов вследствие применения изложенного способа регулирования тока при нормальных условиях было очень невелико. Максимальная величина отклонений была порядка миллионных долей ампера.

Эффекты типа I и типа II, составляющие предмет настоящей главы, называются: первый — действием сравнительно слабого, а второй — умеренного тока. При повышении ЭДС от нуля достигается минимальная величина тока для данного растения, при которой начинает проявляться эффект типа I. Если продолжать увеличивать ЭДС, то такой же характерный эффект получается еще некоторое время, пока не будет достигнута критическая величина тока, выше которой наблюдавшийся эффект преобразуется в то, что характерно для типа II. Таким образом, существуют определенные пределы, внутри которых мы получаем характерные эффекты определенного типа.

Минимальный эффективный ток, вызывающий возбуждение любого типа, изменяется в зависимости от состояния растения, относительно понижаясь, когда растение сильно возбудимо. Так, возраст, время года и температура оказывают изменяющее действие. Кроме того, различные виды растений обнаруживают неодинаковую чувствительность к возбуждению постоянным током. Так, листовые пластинки *Mimosa pudica* и *Biophytum sensitivum* высоко чувствительны, в то время как листовые пластинки *Averrhoa* чувствительны в меньшей степени.

Может также возникнуть мысль о том, что при одинаковой ЭДС сила возбуждающего тока будет зависеть от электрического сопротивления ткани, расположенной между двумя электродами. Очевидно, что это сопротивление будет варьировать при увеличении расстояния между двумя электродами и в связи с особенностями растения. Так, сопротивление, оказываемое растением *Mimosa*, когда один электрод расположен вблизи или непосредственно на подушечке, а другой на стебле на расстоянии 7 см, будет порядка 0,5 млн. ом. Сопротивление такого же участка тонкого черешка *Biophytum* будет порядка 15 млн. ом. Следовательно, у различных растений величина ЭДС сама по себе не дает правильного представления о силе возбуждающего тока. В сериях опытов с одним и тем же растением, когда сопротивление постоянно, увеличению ЭДС действительно соответствует усиление тока. Но нельзя заключать, что у разных растений более высокая ЭДС обязательно соответствует более высокой силе возбуждающего тока. При высокой ЭДС мы можем иметь слабый ток и *vice versa*, так как сопротивление различных растений очень неодинаково. Чтобы дать некоторое представление о силе тока, вызывающей возбуждение, я буду в типичных случаях указывать ее

значение по отсчету на подключенном микроамперметре. Как я уже отмечал, единицей тока, удобной для таких исследований, является одна миллионная доля ампера, обозначаемая как микроампер, или 10^{-6} а.

Дав общее описание использованного метода, мы займемся теперь изучением действия слабого и умеренного токов на возникновение возбуждения. Я начну с описания ответных реакций, обнаруживаемых у листовых пластинок *Mimosa*. Как уже отмечалось, биполярный метод имеет то преимущество, что эффекты анода и катода проявляются одновременно. Более того, выбор в качестве индикатора возбуждения листовых пластинок вместо листовой подушечки первого порядка дает возможность не только наблюдать появление местного возбуждения, но также и следить за его распространением по очень хорошо заметному последовательному закрыванию их.

ЛИСТОВЫЕ ПЛАСТИНКИ *MIMOSA*

Действие слабого тока. Чувствительность листовых пластинок этого растения велика, она даже выше чувствительности листьев ^[32]. Проводящая способность подчерешков — того же порядка, что и главного черешка. Подобрав молодой лист *Mimosa*, я соответствующим образом соединил цепь с двумя соседними подчерешками, длина участка между двумя электродами была равна 4 мм. Я буду обозначать правый из них *R*, а левый *L*.

При повторении опытов с черешками второго порядка *Mimosa*, несущими листовые пластинки, встретилось много трудностей, связанных с проведением возбуждения в листовую подушечку первого порядка, вследствие чего лист стремится опуститься и, следовательно, разомкнуть электрическую цепь. Это устраняется с помощью специального держателя электрода. Горизонтальный стержень, несущий кусок эбонита, скользит вверх и вниз по вертикальному штативу и может быть укреплен винтом на любой высоте. На эбоните находятся две маленькие латунные пластинки, на каждой из которых укреплена просверленная пробка, в которую вставлен прямой неполяризующийся электрод. Эти две пластинки из латуни можно также перемещать в горизонтальной плоскости так, чтобы их можно было соединять с двумя подчерешками, находящимися на различных расстояниях. Главный черешок поддерживается механически подпоркой снизу и тем самым удерживается от опускания, как это и показано на диаграмме, на которой представлено два из четырех подчерешков (рис. 113).

Обеспечив таким образом поддержку листа, необходимо далее установить электрические контакты со средними точками двух соседних подчерешков. Осуществление этого связано со значительной трудностью из-за воскового налета на поверхности средней жилки и листовых пластинок, вследствие чего затруднен надлежащий электрический контакт между смоченной ниткой электрода и растением. Однако затруднение можно преодолеть, направив струю очень разбавленного раствора эфира или спирта (каждый из

них растворит воск) на требуемую точку и мгновенно смыв его водой. После на каждое из пятен для электродов кончиком тонкой кисти накладывается крохотный кусочек каолиновой пасты. Теперь электрические контакты со смоченной ниткой вполне хороши.

Затем прикладывают ЭДС и постепенно ее увеличивают до тех пор, пока не будет достигнута минимальная эффективная сила. Если оба подчерешка

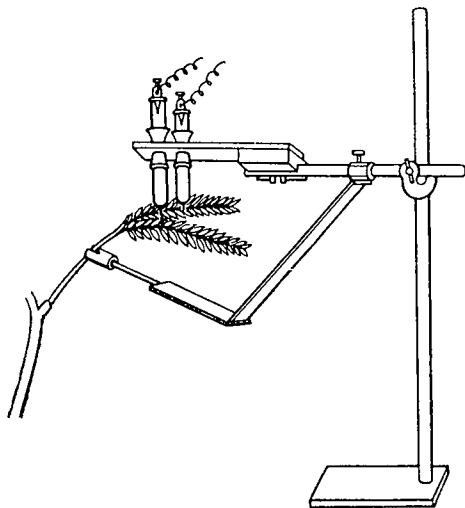


Рис. 113. Штатив для электродов

одинаково возбудимы, то одно и то же минимальное раздражение будет возбуждать их в равной степени. Если чувствительность их будет слегка отличаться, то степень передачи возбуждения по ним будет различна. В настоящем опыте возбудимость двух подчерешков была практически одинакова и минимальная эффективная ЭДС равна 4 в. Возбуждающий ток был равен 0,7 мка. Когда ток мгновенно замыкали, перекидывая коммутатор Поля направо, замыкание на катоде, или Km , проявлялось на R и замыкание на аноде, или $A'm$, — на L . Оказалось, что на $A'm$ нет никакого эффекта, но на Km имело место возбуждение. Это возбуждение не только вызывало попарное складывание листовых пластинок в точке катода, но распространялось в обоих направлениях от этой точки. Одиннадцать пар листовых пластинок претерпевали последовательное складывание на интраполярном участке и три пары — на экстраполярном. Этот факт можно изобразить символом $11 \leftarrow \rightarrow 3$. Условимся, что $\leftarrow$ всегда будет обозначать интраполярное, а $\rightarrow$ экстраполярное проведение. После того, как мы наблюдали эффекты Km и $A'm$, разомкнем цепь, вызвав тем самым размыкание на катоде Kb на R и размыкание на аноде $A'b$ на L . Никакого возбуждения не возникло.

Для дальнейшей проверки этих результатов ключ перебрасывали налево, превращая L в катод и R в анод. Следует отметить, что это соответствует ранее проделанным операциям, только в обратном порядке. Теперь было найдено, что возбуждительные эффекты поменялись местами: новый катод K' на L обнаруживал возбуждение при замыкании со сходным распространением, а именно $11 \leftarrow \rightarrow 7$. Очевидно, что только случайно возбудимость и проводимость двух различных подчерешков может оказаться точно одинаково-

вой Отсюда следует небольшое различие в степени проводимости в этих двух случаях. Что касается подчерешка R , то возбуждение не возникло при замыкании на аноде Am . Кроме того, при размыкании цепи возбудительные эффекты не наблюдались ни на аноде, ни на катоде. Этот цикл операций был повторен еще раз с точно таким же эффектом.

Результаты этих опытов показаны в соответствующей последовательности в табл. 1, которая суммирует эффекты, вызванные током, действующим в определенном направлении: в прямом или обратном. Следует запомнить, что в любой данный момент, когда точка на одном подчерешке делается катодом K , точка на другом одновременно превращается в анод A' . Со-
кращение или складывание при возбуждении обозначается C , а направление стрелки указывает интра- или экстраполярное направление проведения. 0 обозначает отсутствие возбуждения.

Таблица 1

Действие слабого тока на листовые пластинки *Mimosa*

Направление тока		R , подчерешок	L , подчерешок
Прямое	Замыкание	$Km . . C_{11 \leftarrow \rightarrow 3}$	$A'm 0$
	Размыкание	$Kb . . 0$	$A'b 0$
Обратное	Замыкание	$Am . . 0$	$K'm C_{11 \leftarrow \rightarrow 7}$
	Размыкание	$Ab . . 0$	$K'b 0$

Результаты, представленные в табл. 1 можно выразить в более сжатой форме (табл. 2).

Таблица 2

Листовые пластинки *Mimosa* под действием слабого тока
(ЭДС = 4 в; сила тока = 0,7 мка)

R , подчерешок				L , подчерешок			
Km C	Kb 0	Am 0	Ab 0	$K'm$ C	$K'b$ 0	$A'm$ 0	$A'b$ 0

Формула возбуждения — Km

В другой серии ЭДС в последовательных опытах постепенно повышалась. Экземпляр растения в этом случае был старше и менее чувствителен, чем в

предыдущем. Было найдено, что минимально эффективная ЭДС равна 8 в. Последовательные наблюдения были произведены при ЭДС в 8, 12 и 14 в. Во всех этих случаях возбуждение возникало только при замыкании на катоде. Единственная разница была в увеличении степени проведения возбуждения при увеличении вольтажа. При 8 в лишь одна пара листовых пластинок претерпела складывание, при 12 в число их возросло до 7 пар, при 14 в — до 9 пар. При еще большем увеличении вольтажа ответ превращался в тип II, который сейчас будет описан.

Я проделал 25 групп опытов с различными экземплярами *Mimosa*, выясняя действие слабого тока. Оказалось, что минимально эффективная ЭДС варьирует от 4 до 12 в в соответствии с возрастом растения. Молодые листовые пластинки возбуждались при более низкой ЭДС, чем старые. Было найдено, что во всех случаях, за одним исключением, возбуждение наступало только на катоде при замыкании.

Следовательно, рассматривая результаты этих прямых и обратных опытов по действию слабого тока, мы обнаруживаем один неизменный результат, а именно то, что катод возбуждает при замыкании и что при размыкании катода и при замыкании и размыкании анода возбуждение не наступает. Формула возбуждения этого первого типа, если следовать параллельной номенклатуре, употребляемой для животных тканей, это $KCC^{[3]}$ или Km , поскольку я предпочел для удобства пользоваться более простой формулой, которая коротко выражает то, что возбуждение произошло при замыкании на катоде. Формула возбуждения всегда будет выражаться жирным шрифтом.

Действие умеренного тока. Характерный эффект первого типа возникает обычно при ЭДС в 4 в и продолжается, пока ЭДС не поднимется до величины порядка 8 в. У молодых и возбудимых растений мы наблюдаем здесь переход от эффекта первого типа к эффекту второго типа. У более старых образцов первый тип может удерживаться до 12 в.

Взяв возбудимый образец листовых пластинок *Mimosa*, я сначала приложил 4 в и получил при этом эффект типа I, а именно, возбуждение имело место на катоде только при замыкании. Затем я повысил ЭДС до 8 в. При замыкании точка катода справа становилась местом возбуждения, при этом четыре пары листовых пластинок складывались на экстрополярном и шесть пар — на интраполярном участках. На аноде никакого эффекта не было. Наоборот, при размыкании возбуждение возникало на аноде, о чем свидетельствовало последовательное складывание трех пар листовых пластинок на интраполярном и двух пар на экстрополярном участках. Этот эффект подтвердился и при обратном ходе опыта, когда новая точка катода слева обнаружила возбуждение при замыкании и новая точка анода справа — при размыкании. Таким образом, при действии тока умеренной силы возбуждение в подчерешке *Mimosa* возникает при замыкании на катоде и при размыкании на аноде. Формула полярного возбуждения листовых пластинок

Mimosa при действии умеренного тока может быть представлена как КСС, АОС или **KmAb** (табл. 3).

Т а б л и ц а 3
Листовые пластинки *Mimosa* при действии умеренного тока
(ЭДС = 8 в, сила тока = 1,6 мка)

<i>R</i> , подчершок				<i>L</i> , подчершок			
<i>Km</i>	<i>Kb</i>	<i>Lm</i>	<i>Lb</i>	<i>K'm</i>	<i>K'b</i>	<i>L'm</i>	<i>L'b</i>
С	0	0	С	С	0	0	С

Формула возбуждения — **KmAb**

Я неоднократно проделал этот опыт и неизменно получал характерные эффекты возбуждения только на катоде при замыкании и на аноде при размыкании.

ЛИСТОВЫЕ ПЛАСТИНКИ *BIOPHYTUM*

Нет объекта более подходящего для опытов по полярному возбуждению, чем листовые пластинки *Biophytum*. Обеспечение хороших электрических контактов не вызывает больших затруднений; проводимость умеренная, порядка 3 мм/сек. Чувствительность *Biophytum* к полярным возбуждениям значительна, даже чрезвычайно слабый ток достаточен, чтобы вызвать возбуждение. Однако самое большое преимущество заключается в быстроте восстановления после возбуждения, которое практически заканчивается в течение 3 мин. Таким образом, используя одно и то же растение, можно повторять опыты при разных условиях без ненужной траты времени.

Молодые листовые пластинки высоковозбудимы, а старые экземпляры — в меньшей степени. Таким образом, мы имеем широкий диапазон выбора в соответствии с теми особыми свойствами, которые нам желательно выделить. Если растение высоковозбудимо, используются биполярные соединения, которые устраиваются в средних точках противоположных листьев на расстоянии 7 см друг от друга. Электрическое сопротивление велико, в описанном случае оно составляло около 15 млн. ом. Для более старых и менее чувствительных образцов можно использовать два контакта, приложенных к одному и тому же листу примерно в 3,5 см друг от друга. При этом будет около пяти пар листовых пластинок, расположенных на интраполярном участке, и по две пары на каждом из экстраполярных.

Если электрические контакты установлены на двух листьях почти одинаковой чувствительности, то возбуждение, вызванное в них, будет одина-

ковым. Но если один лист будет старым, а другой молодым, то возбуждение проявится раньше или при более слабом раздражении в более молодом из них. Таким образом, минимально эффективная ЭДС будет в нем ниже, чем в более старом.

Действие слабого тока. Чтобы изучить действие слабого тока, я взял два листа *Biophytum*, возбудимость которых приблизительно равна. Найдено, что минимально эффективная ЭДС в этом случае составляла 4 в при чрезвычайно малой силе тока — 0,5 мка. Эффект возбуждения вызывался на правом электроде, т. е. под катодом. Шесть пар листовых пластинок складывались на интраполярном участке и две пары — на экстраполярном. Слева на аноде при замыкании $A'm$ возбуждение не возникало. Никакого эффекта не возникало также при размыкании Kb и $A'b$. При обратном ходе опыта у левого электрода проявлялась возбудительная реакция $K'm$, при которой две пары листовых пластинок складывались на интраполярном участке и ни одной пары на экстраполярном. Различие в степени проведения возбуждения, проявившегося в Km и $K'm$, обусловлено тем фактом, что левый лист был немного старше и менее чувствителен. При размыкании возбуждение не наступило ни на катоде, ни на аноде. Я проделал более пятидесяти опытов, иллюстрирующих проявление возбуждения в листовых пластинках *Biophytum* при действии слабого тока. Минимальная эффективная ЭДС варьировала в этих случаях от 4 до 8 в, а область значений ЭДС, при которой проявлялся эффект типа I, находилась между минимумом в 4 в и максимумом в 20 в или около этого. Во всех реакциях первого типа возбуждение возникало на катоде только при замыкании и не возникало при размыкании, а на аноде при замыкании и размыкании. Среди этих результатов не было ни одного исключения. Таким образом, характерная формула возбуждения при действии слабого тока для *Biophytum*, как и для листовых пластинок *Mimosa*, это Km .

В табл. 4 даны результаты действия слабого тока.

Таблица 4

Действие слабого тока на листовые пластинки
Biophytum
(ЭДС = 4 в, сила тока = 0,5 мка)

R, контакт				L, контакт			
Km	Kb	Am	Ab	$K'm$	$K'b$	$A'm$	$A'b$
C	0	0	0	C	0	0	0

Формула возбуждения — Km

Действие умеренного тока. Взяв другой образец, я приложил ЭДС в 22 в между двумя точками одного и того же листа, сила тока была 2,1 мка. Прodelав этот опыт, я нашел, что возбуждение наступает только на катоде при замыкании и на аноде при размыкании. Приведем схему, показывающую эти эффекты на катоде при замыкании и на аноде при размыкании (рис. 114). Рисунок слева показывает опускание листовых пластинок, распространяющееся от точки катода, расположенного слева. После восстановления цепь разомкнули, и видно, что возбуждение возникло на аноде,

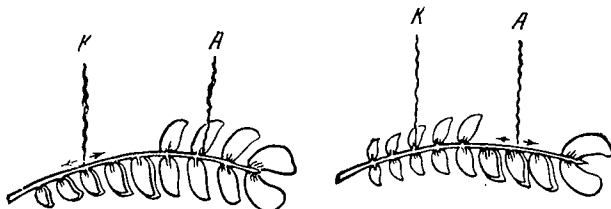


Рис. 114. Рисунок слева показывает возбуждение на катоде при замыкании, а справа — на аноде при размыкании

справа; а не на катоде, слева. Таким образом, листовые пластинки *Biophytum* на действие умеренного тока реагируют так же, как и листовые пластинки *Mimosa*. Оба имеют возбудительную формулу **KmAb**. Я проделал более пятидесяти опытов по действию умеренного тока на листовые пластинки *Biophytum*, и результаты, за одним исключением, были таковы, как описано.

Обобщение этих типичных данных в табл. 5 показывает действие тока умеренной силы на листовые пластинки *Biophytum*. Следует помнить, что каждый опыт проводился по обычному циклу действия прямого и обратного токов.

Таблица 5

Действие умеренного тока на листовые пластинки
Biophytum
(ЭДС = 22 в, сила тока = 2,1 мка)

R, контакт				L, контакт			
Km	Kb	Am	Ab	K'm	K'b	A'm	A'b
C	0	0	C	C	0	0	C

Формула возбуждения — **KmAb**

Далее будут описаны опыты, проделанные с листовыми пластинками других растений, чувствительность которых гораздо ниже чувствительности листовых пластинок *Mimosa* и *Biophytum*. Среди них первой будет рассмотрена *Neptunia*.

ЛИСТОВЫЕ ПЛАСТИНКИ *NEPTUNIA*

Это растение по внешнему виду до некоторой степени похоже на *Mimosa pudica*, за исключением того, что в нормальных условиях в Бенгалии оно растет в воде, населяя водоемы среди рисовых полей. В этих условиях у него развивается стебель любопытного строения, служащий поплавком. Листья немного длиннее, чем у *Mimosa*, заметно менее чувствительны. От главного черешка отходят три пары подчерешков. Электрические контакты устанавливают с двумя точками в центре двух подчерешков, несущих многочисленные листовые пластинки. Чувствительность листовых пластинок этого растения гораздо ниже, чем у *Mimosa*. Проводящая способность также весьма умеренная, скорость проведения возбуждения в одном из субчерешков была 1,5 мм/сек.

Действие слабого тока. Минимальная ЭДС, которая может вызвать возбуждение *Neptunia*, выше, чем у *Mimosa*, и в типичном опыте, который сейчас будет описан, составила 20 в. Сила тока при этом была 7 мка. При проведении обычного цикла прямого и обратного опытов было найдено, что при замыкании возбуждается только область под катодом. В опытах с пятью другими растениями получили те же результаты без исключения (табл. 6).

Таблица 6
Действие слабого тока на листовые пластинки
Neptunia
(ЭДС = 20 в, сила тока = 7 мка)

R, контакт				L, контакт			
Km	Kb	Am	Ab	K'm	K'b	A'm	L'b
C	0	0	0	C	0	0	0

Формула возбуждения — Km

Действие умеренного тока. Продолжая увеличивать ЭДС, я нашел, что характерный эффект типа II возникает при ЭДС в 30 в, вызвавшей ток в 11 мка. При действии умеренного тока возбуждение наступает при замыкании на катоде и размыкании на аноде. Этот результат получился без единого исключения в серии опытов на пяти различных экземплярах растений (табл. 7).

Таблица 7

Действие умеренного тока на листовые пластинки
Neptunia

(ЭДС = 30 в, сила тока = 11 мка)

R, контакт				L, контакт			
<i>Km</i>	<i>Kb</i>	<i>Am</i>	<i>Ab</i>	<i>K'm</i>	<i>K'b</i>	<i>A'm</i>	<i>A'b</i>
C	0	0	C	C	0	0	C

Формула возбуждения — **KmAb**

Видно, что в этом случае, как и в других, при действии слабого тока возбуждается только область катода при замыкании, а при действии умеренного тока возбуждение наступает на катоде при замыкании и на аноде при размыкании.

ЛИСТОВЫЕ ПЛАСТИНКИ *AVERRHOA CARAMBOLA*

Эти листовые пластинки, как правило, мало чувствительны, и для того, чтобы вызвать возбуждение, нужна сравнительно высокая ЭДС. Здесь применялся биполярный метод, ток подводился к двум точкам одного и того же листа, которые были удалены друг от друга на расстояние в 7 см. Электрическое сопротивление черешка велико, при описанном выше подведении тока оно составляло около 5 млн. ом. Скорость проведения возбуждения сравнительно мала, в характерном случае — 0,5 мм/сек. При слабом раздражении возбуждение распространялось лишь на короткое расстояние, еще более слабое возбуждение остается более или менее локализованным.

Действие слабого тока. У молодых возбудимых образцов минимальная эффективная ЭДС равна 10 в. Соответствующая сила тока имеет величину порядка 2 мка. Обычно требуется ЭДС в 22 в и ток силой в 4 мка. При действии тока пара листовых пластинок на катоде опустилась. Слева, под анодом, не наблюдалось никакого эффекта. При размыкании эффекта не было под обоими электродами. При обратном ходе опыта левый контакт стал катодом, что привело к возбуждению и опусканию пары листовых пластинок. Местный характер возбуждения был обусловлен слабой проводимостью. И только при гораздо более сильном полярном возбуждении произошло некоторое распространение его. На аноде при замыкании ответа не было, не было эффекта также при размыкании ни на катоде, ни на аноде.

При повторении этого опыта на десяти экземплярах был получен один и тот же результат (табл. 8).

Действие умеренного тока. Чтобы получить характерные реакции типа II в случае *A. carambola*, ЭДС обычно нужно поднять до 50 в или около этого (табл. 9).

Таблица 8

Действие слабого тока на листовые пластинки *A. carambola*
(ЭДС = 22 в, сила тока = 4 мка)

R, контакт				L, контакт			
<i>Km</i>	<i>Kb</i>	<i>Am</i>	<i>Ab</i>	<i>K'm</i>	<i>K'b</i>	<i>A'm</i>	<i>A'b</i>
C	0	0	0	C	0	0	0

Формула возбуждения — *Km*

Таблица 9

Действие умеренного тока на листовые пластинки
A. carambola
(ЭДС = 50 в, сила тока = 11 мка)

R, контакт				L, контакт			
<i>Km</i>	<i>Kb</i>	<i>Am</i>	<i>Ab</i>	<i>K'm</i>	<i>K'b</i>	<i>A'm</i>	<i>A'b</i>
C	0	0	C	C	0	0	C

Формула возбуждения — *KmAb*

Так, в данном опыте при действии 50 в и силы тока 11 мка возникло возбуждение на катоде при замыкании и на аноде при размыкании. Опыт был повторен с десятью разными образцами, и результат всегда был тот же.

Таким образом, возбудительная реакция у этого растения имеет те же свойства, что и у других, описанных ранее.

ЛИСТОВЫЕ ПЛАСТИНКИ *AVERRHOA BILIMBI*

Возбудимость этих листовых пластинок, возможно, немного выше, чем у *A. carambola*. Я использовал обычный цикл наблюдений эффектов слабого и умеренного токов, исследуя в каждом случае пять различных экземпляров. Биполярные контакты устанавливались на одном листе в 7 см друг от друга.

Действие слабого тока. Возбуждение при замыкании на катоде, свойственное типу I, проявлялось при ЭДС 10 в и силе тока в 6 мка. Электрическое сопротивление, оказываемое черешком этого растения, было гораздо меньше, чем у *A. carambola*. Все без исключения образцы при слабом токе проявили эффекты, свойственные типу I (табл. 10).

Таблица 10

Действие слабого тока на листовые пластинки *A. bilimbi*
(ЭДС = 10 в, сила тока = 6 мка)

R, контакт				L, контакт			
<i>Km</i>	<i>Kb</i>	<i>Am</i>	<i>Ab</i>	<i>K'm</i>	<i>K'b</i>	<i>A'm</i>	<i>A'b</i>
C	0	0	0	C	0	0	0

Формула возбуждения — Km

Действие умеренного тока. Когда ЭДС была повышена до 28 в, а ток соответственно до 16 мка, вызванный эффект стал характерен для типа II. При этом возбуждение наблюдалось на катоде при замыкании и на аноде при размыкании. Повторение опыта на других образцах дало сходные результаты (табл. 11).

Таблица 11

Действие умеренного тока на листовые пластинки
A. bilimbi
(ЭДС = 28 в, сила тока = 16 мка)

R, контакт				L, контакт			
<i>Km</i>	<i>Kb</i>	<i>Am</i>	<i>Ab</i>	<i>K'm</i>	<i>K'b</i>	<i>A'm</i>	<i>A'b</i>
C	0	0	C	C	0	0	C

Формула возбуждения — KmAb

ЛИСТ ПЕРВОГО ПОРЯДКА *MIMOSA*

В предыдущей главе я уже описал полярное действие слабых токов на листовую подушечку *Mimosa*. В том случае использовался монополярный метод исследования. Теперь будет применен биполярный метод, позволяющий наблюдать эффект замыкания на аноде и катоде одновременно на двух органах и подобным же образом изучать эффекты размыкания. Все это повторялось при обратном ходе опыта.

Действие слабого тока. Биполярное подведение тока производится как непосредственно, так и в близком соседстве с двумя различными листовыми подушечками, находящимися на разных высотах одного главного стебля *Mimosa*. У высоковозбудимых растений полярные эффекты, свойственные типу I, можно получить в этом случае при такой низкой ЭДС, как 2 в. В дру-

гом случае приложенная ЭДС была 4 в, а соответствующая сила тока — 4 мка. Проведя исследование по обычному экспериментальному циклу, т. е. действуя прямым и обратным током, мы обнаружили, что возбуждение возникает на катоде только при замыкании. Никакого возбуждения не наступало при размыкании на катоде или при замыкании и размыкании на аноде. Подобные опыты были проделаны с 15 различными растениями *Mimosa*, и результаты без исключения совпадали с описанными. Единственные отклонения, наблюдаемые у разных индивидов, заключались в величине минимальной эффективной ЭДС, которая у менее возбудимых образцов иногда достигала 6 в (табл. 12).

Таблица 12

Действие слабого тока на листовую подушечку *Mimosa*
(ЭДС = 4 в, сила тока = 4 мка)

R, лист				L, лист			
Km	Kb	Am	Ab	K'm	K'b	A'm	A'b
C	0	0	0	C	0	0	0

Формула возбуждения — Km

Действие умеренного тока. При увеличении ЭДС характерный полярный эффект, наблюдаемый в листовой подушечке у *Mimosa*, превращается в эффект типа II. Так, в конкретном

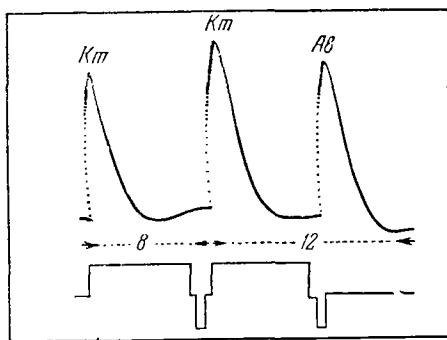


Рис. 115. Возбуждение на катоде при замыкании (8 в); возбуждение на катоде при замыкании и на аноде при размыкании (12 в)

случае приложенная ЭДС была 10 в, а соответствующая сила тока — 8 мка. Проводя опыт по обычному циклу, т. е. действуя прямым и обратным током, мы нашли, что возбуждение при замыкании возникает на катоде, а при размыкании — на аноде. На рис. 115 показана серия записей, полученных на разных листьях при замыкании и размыкании на катоде, замыкании и размыкании на аноде. Видно, что при действии слабого тока, возникшего при ЭДС 8 в, реакции характерны для типа I. Однако, если усилить ток, приложив большую

ЭДС в 12 в, характер ответа, как и можно было ожидать, изменяется в тип II. В то время, как при действии слабого тока возбуждение вызывалось лишь под катодом при замыкании, теперь, при действии умеренного

тока, возбуждение возникает при замыкании на катоде и при размыкании на аноде (табл. 13).

Таблица 13
Действие умеренного тока на *Mimosa*
(ЭДС = 10 в, сила тска = 8 мка)

R, лист				L, лист			
<i>Km</i>	<i>Kb</i>	<i>Am</i>	<i>Ab</i>	<i>K'm</i>	<i>K'b</i>	<i>A'm</i>	<i>A'b</i>
C	0	0	C	C	0	0	C

Формула возбуждения — **KmAb**

Подобные реакции умеренного тока были получены не менее чем на 15 различных экземплярах весной, и, таким образом, было показано, что этот эффект свойствен растениям в нормальных условиях. Однако замечено, что в более позднее время года сезонные изменения вызывают некоторые вариации полярных эффектов. Подробно это будет описано в другой главе.

Теперь желательно суммировать результаты, описанные в настоящей главе, чтобы показать, насколько универсальны полученные явления. Сначала я дам обобщенные данные о действии слабого тока (табл. 14).

Таблица 14
Действие слабого тока на различные чувствительные растения
Тип I — формула возбуждения **Km**

Растения	Число опытов	Минимальный ток, мка
Листовая пластинка <i>Mimosa</i>	25	0,7
» » <i>Biophytum</i>	50	0,5
» » <i>Neptunia</i>	5	7
» » <i>A. carambola</i> . .	10	4
» » <i>A. bilimbi</i>	5	6
Лист <i>Mimosa</i>	15	2

Далее я даю таблицу, показывающую результаты, полученные при действии умеренного тока (табл. 15).

Здесь показано, что мы изучили не один вид растения, а все виды, пригодные для такого исследования. Было проделано более ста опытов с различными растениями. Результаты всех этих опытов ясно продемонстриро-

Т а б л и ц а 15

Действие умеренного тока на различные чувствительные растения
Тип II — формула возбуждения $KmA\dot{b}$

Растения	Число опытов	Минимальный ток, μKa
Листовая пластинка <i>Mimosa</i>	25	1,6
» » <i>Biophytum</i>	50	2,1
» » <i>Neptunia</i>	5	12
» » <i>A. carambola</i>	10	11
» » <i>A. bilimbi</i>	5	16
Лист <i>Mimosa</i>	15	4

вали, что у растений при действии слабого тока возбуждение наступает только под катодом при замыкании, в то время как умеренный ток ведет к возбуждению при замыкании под катодом, а при размыкании — под анодом.

Таким образом, хотя и должно существовать какое-то расхождение в возбуждающих полярных реакциях фибриллированной и нефибриллированной ткани, мы обнаружили, что они идентичны у растений и животных [34]. Другими словами, свойства ответов типа I и типа II у растений соответствуют во всех отношениях тому, что для животных тканей определяется согласно закону Пфлюгера как стадия I и стадия II.

Нельзя принимать эти результаты за полное обобщение закона полярного действия. Мы обнаружим далее, что при продолжении увеличения силы тока появляются эффекты новых типов, чему будет посвящена одна из следующих глав. А пока опишем некоторые другие свойства этих полярных эффектов и сравнительную чувствительность растений и животных к этой форме раздражения. Это мы разберем в следующих главах.

В ы в о д ы

Явления полярности, наблюдаемые у различных чувствительных растений, во всем сходны с соответствующими явлениями в животных тканях. *Законы полярного возбуждения* у растений таковы.

1. При слабом токе возбуждение возникает под катодом при замыкании, но не при размыкании. Возбуждение под анодом ни при замыкании, ни при размыкании не возникает.

2. При действии тока умеренной силы возбуждение возникает под катодом при замыкании, но не при размыкании. Под анодом возбуждение возникает при размыкании, но не при замыкании.

Глава XVI

ПРОТИВОПОЛОЖНОЕ ДЕЙСТВИЕ КАТОДА И АНОДА

Полярное действие тока на пульсирую Desmodium gyrans — Уменьшение систолического сокращения при действии анода — Сокращение диастолического расслабления при действии катода — Задержка в момент систолы под катодом при замыкании и диастолическое расслабление под катодом при размыкании — Задержка в диастоле под анодом в момент замыкания и систолическое сокращение под анодом при размыкании — Действие восходящего и нисходящего слабого и сильного токов на нервно-мышечном препарате — Параллельные эффекты на препарате черешок — листовая подушечка

Мы видели, что при действии тока умеренной силы полярные эффекты под анодом и катодом носят более или менее противоположный характер. Катод возбуждает при замыкании, в то время как анод возбуждает при размыкании. Если катод при замыкании вызывает сокращение, то представляется возможным, что замыкание на аноде может вызвать расслабление. Можно предположить, что и при размыкании сохраняется та же противоположность: явлению сокращения на аноде можно будет противопоставить явление расслабления на катоде.

Бидерман показал, что в бьющемся сердце точка приложения анода при замыкании остается расслабленной и имеет вид темного коричнево-красного вздутия, даже если остальная часть сердца во время сокращения становится бледной ^[35]. Это указывает на то, что действие анода вызывает в ткани возникновение реакции расслабления. Сходный с этим эффект возникает в точке катода при размыкании.

Мне удалось продемонстрировать противоположные эффекты анода и катода еще более замечательным образом в случае ритмических пульсаций листовой пластинки *Desmodium gyrans*.

В дальнейших главах будет показано, насколько значительно сходство ритмической ткани растений и животных. В случае листовых пластинок *Desmodium* видно, что пульсация носит очень правильный характер. Период одной полной пульсации составляет около 3 мин. Из двух противоположно направленных движений листовой пластинки вверх и вниз второе происходит быстрее и соответствует систолическому сокращению ритмической

ткани сердца. Систолическое движение *Desmodium* происходит в течение приблизительно 1 мин. 10 сек., а более медленное диастолическое движение заканчивается в течение 1 мин. 50 сек. На записи более быстрое систолическое движение представлено восходящей кривой. Таким образом, степень сокращения отражается верхним пределом кривой ответа, нижний предел указывает на степень диастолического расслабления. Если листовая пластинка пульсирует с предельной амплитудой, то усилить ее с помощью внешних воздействий невозможно. Однако можно понизить степень как сокращения, так и расслабления с помощью агентов, оказывающих противоположное действие. Так, если действие анода ведет к возникновению расслабления, то в процессе пульсации оно будет препятствовать сокращению в фазе систолы. Это проявляется в уменьшении сокращения; на записи появится прогрессивное уменьшение высоты ответов.

Напротив, приложение катода вызывает сокращение и будет препятствовать расслаблению в диастоле. Амплитуда пульсации будет прогрессивно уменьшаться вследствие прогрессивного уменьшения расслабления, и основание записи поднимется вверх.

Чтобы показать эти противоположные полярные реакции, был проделан опыт по воздействию на подушечку листовой пластинки отдельно катода и анода. Один электрод был соединен с подушечкой тонкой нитью, при этом были предприняты специальные меры, чтобы никоим образом не нарушить нормальную пульсацию листовой пластинки. Второй электрод подводился к индифферентной точке, лежащей ниже, на черешке.

Сначала я опишу расслабляющее влияние анода и сократительное влияние катода при замыкании. Эти особые эффекты демонстрируются легко, для этого используется ток умеренной силы. Анодный эффект показан на рис. 116. Первые две пульсации были нормальными, после чего был приложен анод. Видно, что результат проявился в постепенном убывании высоты последовательных сокращений.

С другой стороны, найдено, что приложение катода вызывает строго противоположный эффект (рис. 117). В этом случае уменьшилось диастолическое расслабление, что проявилось в постепенном уменьшении расслабления. На рис. 116 видно, что линия, соединяющая вершины последовательных сокращений, опускается, в то время как на рис. 117, при действии катода, линия, соединяющая крайние точки диастолического движения, поднимается. Подобный факт наблюдается и на рис. 118, где одно растение было подвергнуто сначала действию анода, а потом катода. Противоположность эффектов анода и катода в этом случае вполне очевидна.

Используя подходящую силу тока, иногда бывает возможно выявить противоположное действие катода и анода, выражающееся в настоящей задержке пульсации. При замыкании катода задержка происходит в систоле, а при замыкании анода — в диастоле. Поэтому далее будет возможно показать замечательные эффекты при размыкании на катоде и на аноде.

Трудность этого опыта заключается в том, что при действии силы тока больше той, которая вызывает задержку, может наступить утомление и исчезновение пульсации. Мне удалось несколько раз вызвать задержку, за которой

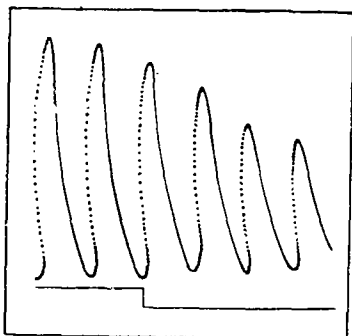


Рис. 116. Действие анода препятствует сокращению пульсации *Desmodium gyrans*. Отмечается постепенное снижение систолического сокращения

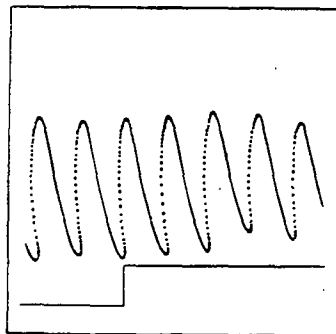


Рис. 117. Действие катода, препятствующее расслаблению. Отмечается уменьшение диастолического расслабления

не следовало постоянное исчезновение возбудимости. В этих случаях возможно выявить очень интересные явления на катоде и на аноде при размыкании. На рис. 119 видно, что задержка в систоле вызывалась на катоде при замыкании. Затем ток размыкали, в результате чего наблюдалась диастолическая фаза, за которой следовало несколько пульсаций, с некоторым снижением амплитуды. Действие размыкания на аноде носит строго противоположный характер. На рис. 120 пульсация была задержана в диастоле замыканием анода. Размыкание анода немедленно влекло за собой резкое прекращение остановки. За этим следовало систолическое сокращение и возобновление нормальных пульсаций. Таким образом, видно, что в то время как на катоде при замыкании и на аноде при размыкании происходит сокращение, то на аноде при замыкании и на катоде при размыкании наблюдается противоположный эффект — расслабление.

Противоположные действия анода и катода, замыкания и размыкания проявляются также в изменениях возбудимос-

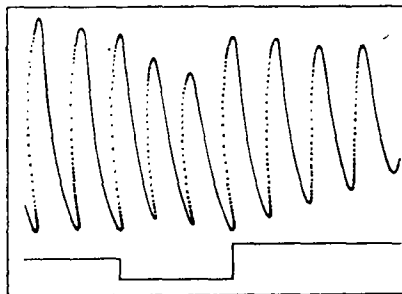


Рис. 118. Чередующееся действие анода и катода, уменьшающее систолическое сокращение и диастолическое расслабление

ти. Их легко заметить по характерной разнице эффектов, вызванных постоянным током в нервно-мышечном препарате при изменении силы тока. Так, найдено, что, действуя на нерв слабым током, как восходящим, так и

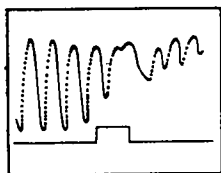


Рис. 119. Задержка в систоле при катодном замыкании и диастолическое расслабление как немедленный эффект размыкания на катоде

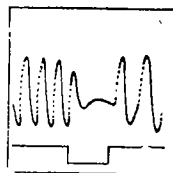


Рис. 120. Задержка в диастоле на аноде при замыкании и систолическое сокращение как немедленный эффект замыкания на аноде

нисходящим, можно вызывать возбуждение в терминальном мускуле при замыкании, но не при размыкании, тогда как при действии сильного тока возбуждение происходит только при замыкании в случае нисходящего тока и при размыкании — в случае восходящего тока. Теперь мы рассмотрим, насколько эти различные реакции объяснимы при допущении контрастных эффектов анода и катода, замыкания и размыкания.

Неясность этого вопроса заключается в том, что не существует видимых указаний на изменения возбудимости в нерве. Дело обстоит бы иначе, будь проводящая ткань обеспечена индикаторами, которые сигнализировали бы о прохождении возбуждения. Такой проводящей тканью является черешок *Biophytum*, где последовательные закрывания боковых листовых пластинок указывают на проведение возбуждения по центральному проводящему пучку. Мы увидим, как реакции, наглядно проявляющиеся у *Biophytum*, объясняют эффекты, наблюдаемые в нервно-мышечном препарате.

На рис. 121 сопоставлены опыты в нерве лягушки и проводящем черешке *Biophytum*. Поляризующиеся электроды располагали справа, терминальный двигательный орган, мышца или листовая пластинка находились слева. Серия слева представляет эффекты нисходящего тока, а справа — эффекты восходящего. В случае нисходящего тока терминальный индикатор расположен слева от *K*, а проводящая ткань — между *K* и *A*. В случае восходящего тока терминальный индикатор расположен слева от *A*. Передающееся возбуждение может быть определено по сокращению мышцы или листовой пластинки слева от *K* в случае нисходящего тока и слева от *A* — в случае восходящего тока. Однако характерный эффект в точках электродов *K* и *A* или распространение эффекта в область между двумя точками в случае нерва лягушки не могут быть определены. Их можно, однако,

определить на проводящей ткани *Biophytum* благодаря присутствию латеральных подвижных листовых пластинок.

Теперь я опишу опыты, сделанные на *Biophytum* при слабом и сильном токе, и покажу, как они вносят ясность в параллельные опыты с нервно-мышечным препаратом животного. У *Biophytum* возбужденные листовые

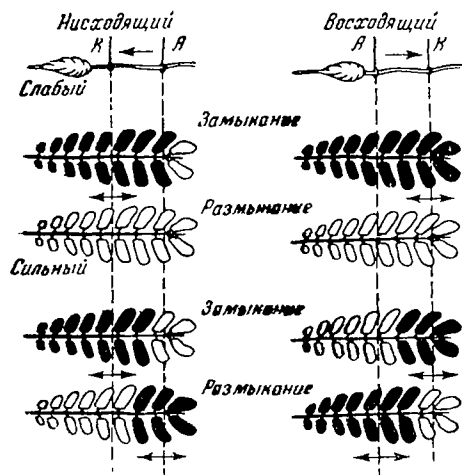


Рис. 121. Эффект нисходящего и восходящего токов при замыкании и размыкании на нерве — мышце и на черешке — подушечке

Возбужденные листовые пластинки закрашены темным цветом. Вертикальный ряд слева представляет эффекты нисходящего тока, ряд справа — эффекты восходящего тока. При слабом токе концевая листовая пластинка возбуждается как восходящим, так и нисходящим током при замыкании, но не при размыкании. При сильном токе возбуждение концевых листовых пластинок происходит только при замыкании в случае нисходящего тока и при размыкании — в случае восходящего. Две верхние пары листьев показывают эффекты слабого тока и при замыкании и при размыкании. Две нижние пары листьев показывают эффекты сильного тока

пластинки отмечены темным цветом, что позволит также ясно выявить степень распространения возбуждения. Точка возникновения возбуждения и направление проведения указаны стрелками.

ДЕЙСТВИЕ СЛАБОГО ТОКА

Известно, что в нервно-мышечном препарате 1) возбуждение возникает при замыкании нисходящего тока, 2) при замыкании восходящего тока, 3) возбуждение не возникает при размыкании нисходящего или 4) восходящего тока.

Теперь коротко опишем параллельные опыты.

1. **Замыкание нисходящего тока.** Катод расположен проксимально по отношению к экстраполярным и слева по отношению к терминальным листовым пластинкам. При замыкании возбуждение возникает только на *K*, оно распространяется двумя волнами в противоположных направлениях. Таким образом, пять пар листовых пластинок опускаются на экстраполярном участке и три пары на интраполярном. Такое распространение возбуждения в интраполярную область невозможно наблюдать на нерве животного вследствие отсутствия видимого индикатора.

2. **Замыкание восходящего тока.** Обратив внимание на терминальные или экстраполярные листовые пластинки слева от *A*, мы обнаруживаем возбуждение, соответствующее возбуждению мышцы при замыкании восходящего тока. То, что возбуждение действительно возникает на дистальном катоде и передается без помех через слабый анод, будет ясно видно из последовательного складывания листовых пластинок, начинающегося в *K*. Восемь пар листовых пластинок претерпели возбуждительное опускание слева и одна пара — справа от *K*.

3 и 4. **Размыкание восходящего и нисходящего токов.** Возбуждения не происходит, поскольку слабый анод не возбуждает при размыкании.

ДЕЙСТВИЕ СИЛЬНОГО ТОКА

Теперь мы разберем вопрос о действии сильного тока.

1. **Замыкание нисходящего тока.** В нервно-мышечном препарате при замыкании наступает возбуждение мышцы. В данном случае катод проксимален, и получаем нормальный эффект возбуждения на катоде при замыкании.

В соответствующем опыте с *Biophytum* мы обнаруживаем, что возбуждение передается в терминальный или экстраполярный участок влево, пять пар листовых пластинок при этом складываются. Лишь две пары листовых пластинок складываются на интраполярном участке, дальнейшее распространение возбуждения задерживается угнетающим действием анода.

2. **Замыкание восходящего тока.** В отличие от действия слабого тока в этом случае в нервно-мышечном препарате не возникает возбуждения при замыкании сильного восходящего тока. Это объяснимо, если предположить, что возбуждение от дистального катода не может пройти через область сильного анода, угнетающего возбудимость. Блестящее доказательство этого можно получить в соответствующем опыте с *Biophytum*. Мы наблюдаем возникновение возбуждения на катоде, однако распространение возбуждения задерживается около области анода. Следовательно, несмотря на то, что возбуждение возникло, оно не может быть передано в терминальную экстраполярную область.

3. **Размыкание нисходящего тока.** В нервно-мышечном препарате нет возбуждения при размыкании нисходящего тока. В этом случае, хотя ди-

стальной анод возбуждает при размыкании, можно предположить, что возбуждение угнетается при прохождении области катода. Следовательно, появляется блок передачи возбуждения.

Это становится совсем ясным в соответствующем опыте с *Biophytum*. Здесь мы наблюдаем возбуждение, возникшее при размыкании на аноде; две пары листьев претерпевают складывание, а дальнейшее распространение волны возбуждения задерживается, прежде чем оно дойдет до угнетенной зоны размыкания на катоде.

4. Размыкание восходящего тока. В нервно-мышечном препарате возбуждение возникает при размыкании сильного восходящего тока. В данном случае анод проксимален, и возбуждение, вызванное размыканием, достигает терминального органа без помех.

В соответствующем опыте с *Biophytum* мы наблюдаем, что пять пар листовых пластинок складываются на терминальном экстраполярном участке; возбуждение возникло при размыкании на аноде. Возбуждение также проходит через интраполярную область, две пары листовых пластинок претерпевают складывание. Дальнейшее распространение в этом направлении было, однако, задержано угнетающим действием размыкания на катоде.

Выводы

Противоположные эффекты анода и катода проявляются в соответствующих изменениях пульсирующей активности у *Desmodium gyrans*.

Эффект анода — расслабление наблюдается в уменьшении нормальной величины систолического сокращения.

Эффект катода — сокращение можно наблюдать по уменьшению нормальной величины диастолического расслабления.

Непосредственный эффект размыкания носит обратный характер эффекту замыкания или прохождению тока.

За задержкой диастолы, вследствие действия анода, следует систолическое сокращение при размыкании.

Вслед за задержкой систолы при действии катода, при его размыкании возникает диастолическое расслабление.

Известно, что в нервно-мышечном препарате эффекты восходящего и нисходящего токов различны в зависимости от силы тока. Во всех отношениях сходные явления наблюдаются при исследовании препарата черешок — подушечка у *Biophytum*.

Эти характерные изменения легко проследить у *Biophytum* при противоположных эффектах анода и катода при замыкании и размыкании. Возбудимость повышается под катодом при замыкании и под анодом при размыкании. Она угнетается при замыкании под анодом и при размыкании под катодом.

Глава XVII

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ПОЛЯРНОЕ ВОЗБУЖДЕНИЕ И МНОГОКРАТНОЕ ВОЗБУЖДЕНИЕ ПОСТОЯННЫМ ТОКОМ

*Возбуждение проводящей ткани от действия индукционного удара снижается при охлаждении — Повышение возбудимости нерва постоянным током в условиях охлаждения — Возбуждение проводящей ткани у *Mimosa* постоянным током увеличивается при охлаждении и понижается при нагревании — Превращение неэффективных раздражений в эффективные при охлаждении и vice versa — Многократный ответ, вызванный у *Biophytum* при прохождении постоянного тока — Сравнение чувствительности растений и животных — Минимальный ток для возбуждения языка человека — Сравнительно большая чувствительность у *Biophytum**

При исследовании полярной реакции у растений были замечены определенные изменения в вызываемых эффектах при переходе от весны к лету. Некоторые из них будут описаны в настоящей главе. Но один эффект, вызванный действием температуры, показался особенно удивительным.

Температура в Калькутте летом высока. К тому же опыты с растениями нужно проводить в теплице. Так что температура, которой подвергаются летом растения, часто доходит до 35° С. Было найдено, что в таких условиях не прямое раздражение листовой подушечки у *Mimosa* действием постоянного тока часто становится неэффективным. Весной очень просто возбудить лист *Mimosa* переданным возбуждением, возникающим при замыкании на катоде, если катод находится на расстоянии нескольких сантиметров от подушечки. Но летом было едва возможно вызвать возбуждение, даже если возбуждающий катод был на сравнительно близком расстоянии от листовой подушечки.

Эту неэффективность можно было бы объяснить ухудшением проведения или понижением возбудимости. Она не может быть следствием потери проводимости, поскольку мы видели в предыдущей главе, что проводимость увеличивается при повышении температуры. Кроме того, было найдено, что листовая подушечка чрезвычайно чувствительна. Однако, несмотря на высокую проводимость и двигательную возбудимость, передающийся эф-

фект возбуждения при высокой температуре часто оказывался неэффективным.

Таким образом, единственным фактором, которым могло быть обусловлено это изменение, была возбудимость самой проводящей ткани. Рассмотрим параллельный случай с нервом животного. Известно, что возбудимость нерва уменьшается при местном охлаждении (раздражение, использованное в этом случае, наносилось размыкательным индукционным ударом). Однако Готч и Макдональд сделали очень интересное наблюдение — при раздражении постоянным током эффект имеет обратный характер; в этом случае возбуждение повышается при понижении температуры [36]. Используя нисходящий ток (катод был проксимален по отношению к сокращающейся мышце), они нашли, что возбуждение при замыкании не эффективно, если нерв был локально нагрет до 30°C , и становилось эффективным, если он был охлажден до 5° .

Мне кажется, что неудачу непрямого раздражения при замыкании постоянного тока у *Mimosa* можно объяснить угнетением возбудимости проводящего черешка вследствие высокой температуры. Если это будет действительно так, то эта специфическая реакция станет очень наглядной демонстрацией сходства свойств проводящих тканей у растения и животного.

Влияние холода на изменение возбудимости проводящего нерва животного, как говорилось ранее, зависит от способа раздражения. Теперь мы посмотрим, имеет ли это место у растений. Во-первых, чтобы определить влияние холода на способность размыкательного индукционного удара вызывать возбуждение, два электрода от вторичной катушки были помещены на черешок, один в 20 мм от листовой подушечки, а другой еще дальше. Оказалось, что при одиночном индукционном ударе именно катод вызывает возбуждение. Электроды вторичной катушки были также соединены с черешком, чтобы проксимальный электрод был катодом и, следовательно, точкой возбуждения. Затем были получены записи при действии одинакового раздражения поочередно: 1) когда точка возбуждения имела температуру комнаты, которая равнялась 30°C , и 2) когда температура была понижена приблизительно до 5° наложением охлажденной воды. Охлаждение необходимо осуществлять постепенно, поскольку внезапное изменение температуры само по себе вызывает возбуждение.

Серии записей на рис. 122 показывают результат этих опытов. Видно, что в то время как возбуждение было эффективным при H, H, H , когда точка раздражения была теплой, оно становилось неэффективным при C, C , когда точка возбуждения охлаждалась.

Это доказывает то, что в проводящей ткани растения понижение температуры угнетает способность размыкательного индукционного удара вызывать возбуждение.

Для изучения влияния холода на способность постоянного тока вызывать возбуждение я подвел электрическую цепь к двум точкам черешка;

проксимальный катод K был на расстоянии 10 мм от листовой подушечки. Возбуждение вызывалось замыканием нисходящего тока. Прикладывалась минимальная ЭДС, вызывавшая ответ. Она оказалась равной 2 в; температура в комнате была 30° С.

Затем попеременно повышали и понижали температуру точки K . Это осуществлялось струей горячей или холодной воды, направлявшейся на

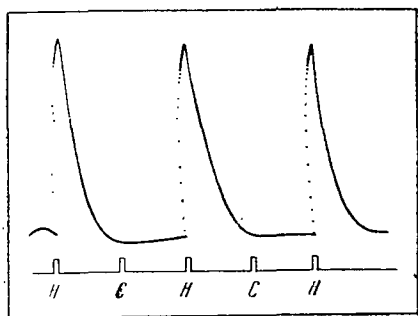


Рис. 122. Влияние холода на возбуждающее действие индукционного удара

H , C — попеременно эффективные и неэффективные возбуждения при действии соответственно умеренного тепла и низкой температуры. Испытываемое раздражение — индукционный удар при однократном размыкании поддерживалось постоянным

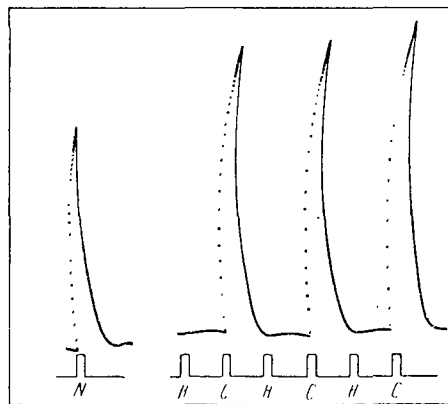


Рис. 123. Запись, показывающая исчезновение полярного возбуждения при высокой температуре

N — нормальный эффект, H , C — попеременно эффективные и неэффективные возбуждения при высокой и низкой температурах соответственно. Испытываемое раздражение замыкания на катоде поддерживалось постоянным

эту точку. Важно, чтобы нагревание или охлаждение производилось постепенно, поскольку, как указывалось выше, внезапное изменение температуры само по себе вызывает возбуждение.

Серия автоматических записей, произведенных растением, показана на рис. 123. Первая запись этой серии N представляет ответ на замыкание нисходящего тока; амплитуда ответа умеренна. Черешок нагрели приблизительно до 37°, и было нанесено идентичное раздражение замыканием нисходящего тока в момент, отмеченный H . Можно заметить, что раздражение, в прошлом эффективное, теперь стало неэффективным.

Затем черешок локально охладили приблизительно до 10°; как и прежде, в C было нанесено раздражение замыканием нисходящего тока. Можно видеть, что раздражение не только стало эффективным, но и амплитуда ответа стала гораздо больше, чем в случае нормального ответа при 30°.

Чтобы еще проверить эти результаты, опыт был повторен при чередовании нагревания и охлаждения. Отметим, что при повышенной температуре происходит неизменно падение возбуждения, в то время как при пониженной температуре возбуждение наступает всегда и становится максимальным. Следовательно, одна из черт, свойственных нерву животного, обнаружена и у проводящей ткани растения.

Многократное возбуждение постоянным током

Очень интересно, что в результате прохождения постоянного тока в некоторых ритмических тканях возникает многократный ответ. Так, препарат верхушки сердца лягушки, лишенный ганглиев, при обычных условиях неподвижен, но при пропускании постоянного тока он начинает ритмически сокращаться [37].

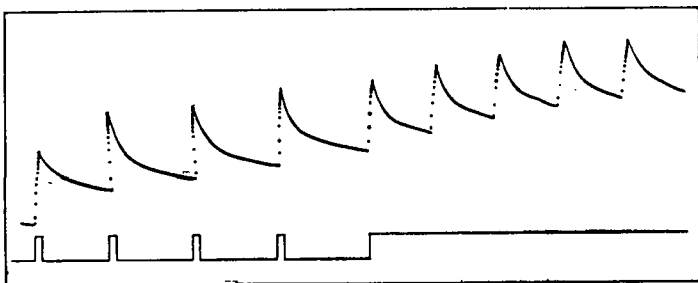


Рис. 124. Многократное возбуждение *Biophytum* при действии постоянного тока

Первые четыре записи — ответы на одиночные раздражения кратковременным электрическим током, нанесенные через интервалы в 3 мин. Последние пять — многократные ответы на продолжительное действие тока

В одной из следующих глав будет показано, что некоторые растительные органы обнаруживают многократные ответы. Подушечка листовой пластинки *Biophytum* обладает многократным ответом и во многих отношениях ведет себя, как ткань сердца. Если пропускать сквозь черешок постоянный ток определенной силы, поместив катод на подушечку, то отдельные листовые пластинки проделявают серии пульсирующих движений.

Еще больший интерес представляет не прямое действие такого раздражения. Отдельная листовая пластинка *Biophytum* прикрепляется к пистчику. Сквозь черешок в течение короткого времени пропускают постоянный ток, катод расположен в 10 мм от листовой пластинки. Она отвечает на возбуждение, вызванное при замыкании на катоде. Ответ в этом случае обусловлен возбуждением, переданным на расстоянии 10 мм. Первая часть

рис. 124 дает четыре группы ответов на отдельные раздражения, наносившиеся с интервалами в 3 мин. После этого черешок был подвергнут продолжительному действию тока, что отражено в записи непрерывной линией, находящейся выше исходного уровня. Видно, что при продолжительном действии тока ритмические возбуждения возникали на катоде и затем, достигнув отвечающей листовой пластинки, вызывали в ней многократный ответ.

За 10 мин. возникло пять таких ритмических ответов, период каждого составлял 2 мин. Возникновение таких множественных возбуждений в растении при действии постоянного тока нельзя объяснить с помощью теории гидромеханического удара. Напротив, вполне очевидно их сходство с соответствующим явлением, встречающимся в животных тканях.

Сравнительная чувствительность растений и животных к электрическому току

Существует общее мнение, что чувствительность растительной ткани много ниже, чем животной. Тогда возникает вопрос: насколько чувствительно растение по сравнению с животным в отношении возбуждения постоянным током?

Вероятно, нет объекта, более чувствительного к такому возбуждению, чем нервно-мышечный препарат лягушки. Этот препарат является чрезвычайно чувствительным детектором индукционного тока. Удар, слишком слабый для нормального восприятия человеком при прохождении тока между двумя пальцами, будучи приложен к нерву лягушки, вызывает сильные движения иннервируемой им мышцы. Неповрежденное растение, подобно человеку, не столь чувствительно к индукционному удару, как нерв.

Но дело обстоит иначе, когда мы сталкиваемся с вопросом возбуждения постоянным током. Чтобы сравнить относительные возбуждающие эффекты у растений и животных, я проделал два различных исследования, сравнив чувствительность растения, с одной стороны, и чувствительность нервно-мышечного препарата, с другой, с чувствительностью неповрежденного человеческого тела.

В первом из них я соединил неповрежденный черешок *Biophytum* параллельно с нервно-мышечным препаратом лягушки. С помощью реохорда постепенно увеличивал ЭДС, пока один из двух объектов не обнаружил возбуждения при замыкании. Затем была измерена сила тока микроамперметром. После этого снова увеличивали ЭДС, пока во втором из двух объектов не проявилось возбуждение, и повторно замеры силу тока. Из значений этих эффективных сил тока можно вывести сравнительную чувствительность двух объектов. Вместо измерения тока мы можем взять, если угодно, показания шкалы реохорда для этих двух эффективных значений.

Эти опыты были проведены в августе, во время сезона дождей. Что касается образца *Biophytum*, то следует отметить, что неблагоприятная атмосфера города особенно угнетает чувствительность этого растения. Мне удалось выращивать *Mimosa*, *Desmodium* и другие чувствительные растения в Калькутте без большой потери их чувствительности, но я терпел неудачу с *Biophytum*. Он всегда задерживал рост, терял окраску и прекращал проявление своей нормальной подвижности. Единственным выходом было выращивать растение в природе и приносить его в лабораторию. Здесь, по прошествии одно- или двухдневного отдыха после транспортировки, оно восстанавливало большую часть своей чувствительности. Однако действие городского воздуха приводило к ежедневному ухудшению, и в течение недели или десяти дней, за исключением редких случаев, оно становилось практически нечувствительным. Итак, видно, что чувствительность опытного растения, использованного для нашего сравнения, можно считать, была уже, во всяком случае, понижена вдвое.

Проводя опыт в соответствии с уже описанным методом, мы нашли, что нервно-мышечный препарат отвечает при замыкании тока на силу всего лишь в 0,25 мка. *Biophytum* при этом еще не обнаружил ответа, но когда ток был усилен до 0,5 мка, возбуждение появилось. Из этого вытекает, что *Biophytum* в этом случае имеет восприимчивость, в два раза меньшую по сравнению с нервно-мышечным препаратом лягушки. Если вспомнить особенно неблагоприятный характер условий, действию которых было подвергнуто растение в этом случае, то не покажется преувеличением наше заключение о том, что чувствительность этих двух объектов одного порядка.

Возможно, еще более интересно провести сравнение неповрежденного растения и человеческого тела. Язык всегда считался очень чувствительным детектором электрического тока. По Лазерштейну, кислое действие анода воспринимается, когда ток равен всего $\frac{1}{156}$ части ампера. Это равно 6,4 мка.

Но я нашел, что среди моих учеников некоторые способны ощущать столь слабый ток, как 1,5 мка, в то время как *Biophytum*, включенный в ту же цепь, отвечал на гораздо более слабый ток в 0,5 мка. Это показывает, что в этом отношении растение в три раза чувствительнее человеческого языка. Несомненно, более чувствительный экземпляр *Biophytum* будет обладать чувствительностью примерно в десять раз большей [32].

Невероятность теории гидромеханических изменений становится очевидной, когда мы обнаруживаем, что возбудительный импульс возникает и передается в растении при раздражении, которое не может ощутить чрезвычайно чувствительный человеческий язык.

В ы в о д ы

Нервное возбуждение постоянным током увеличивается при охлаждении и угнетается при нагревании. Это одно из свойств полярного возбуждения постоянным током.

Аналогично этому возбудимость проводящего черешка у *Mimosa* при полярном возбуждении усиливается холодом и угнетается теплом. Минимальное возбуждение становится максимальным на холоду и неэффективным в тепле.

Прохождение постоянного тока по черешку *Biophytum* ведет к возникновению серии многократных возбуждений.

Чувствительность *Biophytum* по отношению к электрическому току очень высока. При сравнении с очень чувствительным языком человека восприимчивость *Biophytum* оказалась в десять раз выше.

Глава XVIII

ПОЛЯРНЫЕ ЭФФЕКТЫ ПРИ СИЛЬНОМ ТОКЕ

Ненормальные полярные реакции у Protozoa — Превращение при сильном токе полярной реакции листа Mimosa из типа II в тип III — Дальнейшее превращение в тип IV при еще более сильном токе — Проявление типа III и типа IV в листовых пластинках Mimosa, Biophytum и Avertrhoa caratmbola — Закон полярного действия сильного тока

В предыдущей главе было показано, что характерным эффектом слабого тока у различных растений является возбуждение на катоде при замыкании, а при умеренном токе возбуждение возникает не только на катоде при замыкании, но и на аноде при размыкании. Эти два типа ответа соответствуют тем, которые классифицированы в случае животных тканей, согласно закону Пфлюгера, как стадия I и стадия II. Следует напомнить, что у *Protozoa* были найдены сильно отличающиеся полярные реакции. Так, Кюне нашел, что возбуждительное сокращение у *Actinosphaerium* происходит при замыкании на катоде и на аноде, а кроме того, при размыкании на катоде. В этом случае формулу возбуждения можно представить как **KmKbAm**.

Следует отметить то, что здесь мы встречаемся с ненормальными реакциями на аноде при замыкании и на катоде при размыкании. Ферворн подтвердил и расширил эти наблюдения. Он также нашел, что *Amphistigma* возбуждается при замыкании на катоде и на аноде. При размыкании эффект полностью отсутствовал. Поэтому в данном случае формула возбуждения была **KmAm**.

На основании этих ненормальных реакций было сделано предположение, что полярные эффекты фибриллированной и нефибриллированной протоплазмы более или менее противоположны, или что не существует закона полярного действия, имеющего универсальное приложение.

Однако мы видели, что нефибриллированная протоплазма растения обнаруживает полярные эффекты, идентичные реакциям, наблюдаемым в животных тканях. Представляется возможным, что нормальные полярные эффекты могут быть изменены под влиянием различных факторов, таких, например, как сила тока, физиологическое состояние образца, его возраст

и время года. Когда проделали исчерпывающее исследование, было найдено, что ответы *Protozoa* не были аномальными. В этом случае имела место реакция переходного типа, осуществляемая организмом в нормальном состоянии. Чтобы закончить это изыскание, мы продолжим наше детальное изучение полярных реакций чувствительных растений при очень различных условиях. И в первую очередь мы изучим действие дальнейшего прогрессивного увеличения тока, чтобы посмотреть, будут ли наблюдаться новые явления. Первыми в этой серии исследований были изучены полярные реакции листовой подушечки *Mimosa*.

Лист первого порядка *Mimosa*

Я использовал биполярный и монополярный способы раздражения. Процедура исследования заключалась в том, что записывали отдельные типы реакций в различных критических точках при постепенном усилении тока от минимума к максимуму. С сильными растениями это можно было проделывать без боязни вызвать утомление. После того, как были определены некоторые критические точки, опыты были повторены со свежими растениями при значениях, равных или близких этим критическим точкам. Сначала я опишу типичный опыт с очень чувствительными и сильными растениями. В целях упрощения опишем подробно явления, наблюдавшиеся лишь в одной листовой подушечке, оставляя в стороне тот факт, что подобные эффекты появлялись и в других листовых подушечках.

Как говорилось ранее, образец был очень чувствительным, и когда возбуждающий ток достигал величины в 3,5 мка, появился характерный эффект типа I, а именно, возбуждение под катодом при замыкании — **Km**. Когда ток был еще более усилен и достиг 5,6 мка, проявился возбудительный эффект типа II, а именно **KmAb**, т. е. возбуждение возникло при замыкании на катоде и при размыкании на аноде. В этих двух случаях мы имеем эффект типов I и II, с которыми мы уже знакомы.

Полярная реакция типа III — **KmAmAb**

Однако, когда прогрессивно увеличивающийся ток достигал силы в 6,3 мка, появлялся неожиданный тип реакции. С помощью биполярного подведения тока было показано, что в то время как один лист, находящийся на катоде, претерпевал возбудительное опускание, другой — на аноде — также опускался при замыкании. После того, как листья снова поднялись, ток разомкнули, и при этом в листе на аноде снова возникло возбуждение, в то время как в листе на катоде оно не наблюдалось. В этом ответе нового типа мы имеем возбуждение при замыкании и на аноде и на катоде, а также при размыкании на одном лишь аноде. Все это составляет тип III с формулой возбуждения **KmAmAb**.

Этот тип возбуждения можно очень хорошо видеть на автоматической записи, приведенной на рис. 125. Эта запись была получена на другом растении, где одна и та же листовая подушечка была подвергнута полному циклу операций: замыканию и размыканию на катоде, замыканию и размыканию на аноде. Из записи можно видеть, что в то время как при 6 в возбуждение возникло при замыкании на катоде и размыкании на аноде, при более высокой ЭДС, равной 10 в, возбуждение появилось не только при замыкании на катоде и размыкании на аноде, но также и при замыкании на аноде. Итак, при более сильном токе тип II превращается в тип III.

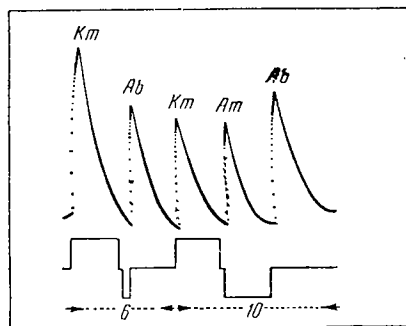


Рис. 125. Действие увеличивающейся силы тока на превращение ответа типа II $KmAb$ в ответ типа III $KmAmAb$

Полярная реакция типа IV — $KmKbAmAb$

Возвратимся к первому растению и увеличим ток до 12,7 мка. При этом появится новый тип реакции, а именно, возбуждение возникнет и на катоде, и на аноде как при замыкании, так и при размыкании. Таким образом, формула возбуждения для этого четвертого типа имеет вид $KmKbAmAb$.

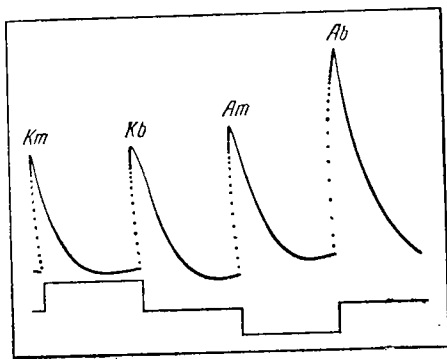


Рис. 126. Полярное возбуждение типа IV $KmKbAmAb$

и типом IV. Здесь не могло быть возможных подозрений об изменениях, вызванных столь продолжительным предварительным действием тока. Итак, на этом новом растении эффект третьей стадии был получен при токе

На рис. 126 показана автоматическая запись этого типа, произведенная на подушечке, подвергнутой обычному циклу действия: замыканию и размыканию на катоде, замыканию и размыканию на аноде. Следует отметить, что здесь возбуждение возникало при каждом из этих фазовых изменений.

Растение, на котором были прослежены последовательные изменения от первого типа до четвертого, как можно заметить, подвергалось очень продолжительной серии опытов. Однако после этого взяли новые растения, имея в виду провести на них непосредственное наблюдение над типом III

9,1 мка. Когда его далее увеличили до 12,6 мка, возбудительная реакция превратилась в тип IV. Следует помнить, что при работе с менее чувствительными растениями необходима большая сила тока, чтобы вызвать каждый определенный тип ответа. Так, у одной менее чувствительной *Mimosa* требовался ток в 14 мка, чтобы вызвать ответы типа III. В этом случае нужно было увеличить ток до 32 мка, чтобы вызвать ответ типа IV.

При этих более высоких типах ответов появляются особые формы возбуждения, а именно, при замыкании на аноде и размыкании на катоде. Как уже было показано, эффект при замыкании на аноде можно вызвать при первичном ответе нового растения. Но, чтобы получить эффект на катоде при размыкании, необходимо выждать некоторое время после замыкания, так как если оно было внезапным, то возникает возбуждение и нужно пропускать некоторое время ток, чтобы лист мог снова подняться и восстановить свою чувствительность. Чтобы не приписать возникновение эффекта на катоде при размыкании каким-то неизвестным изменениям, возникающим при продолжительном действии тока, было поставлено несколько проверочных опытов, в которых усиление тока на катоде производилось постепенно, хотя и за сравнительно короткое время, чтобы не возникало возбуждения. Затем ток внезапно размыкали, в результате чего на катоде немедленно обнаруживалось возбуждение. Следовательно, эффект размыкания на катоде можно рассматривать как нормальное явление.

Я предпринял более пятидесяти различных серий опытов по выяснению эффектов сравнительно сильных токов, которые полностью подтвердили описанные результаты. Всегда обнаруживалось, что если повышать ток постепенно, то происходит, как установлено выше, переход к более высоким типам, и никогда не наблюдается возвращение к более низким типам.

После того, как получены эти факты, встает вопрос, можно ли эти новые и, по-видимому, аномальные эффекты объяснить простым образом как особый случай тех реакций, с которыми мы уже знакомы? Так, первое объяснение, которое пришло мне в голову, было то, что опускание листа на аноде при замыкании могло происходить вследствие прихода возбуждения на анод с удаленного катода. Против этого предположения, однако, говорит следующий факт. Известно, что сильный анод обладает таким угнетающим действием, что вызывает блок распространения любого возбуждения извне. Если временно отбросить это затруднение, то можно ожидать, что распространение возбуждения с очень удаленного катода на другую ветку растения займет некоторый промежуток времени. Однако в данных случаях возбуждение на аноде при размыкании возникало мгновенно. Наконец, я убил точку на удаленной ветви сильным ожогом и сделал ее катодом. Таким образом, возможный возбудительный эффект катода полностью устранен. Возбуждение на аноде при замыкании продолжало возникать, как и раньше. Другое изменение опыта заключалось в предварительном умерщвлении конца черешка, с листовой подушечкой которого производился

опыт. Как и прежде, ткань умерщвляли нагреванием. Сильное возбуждение, вызванное этим повреждением, вызвало ответную реакцию подушечки, и лишь по прошествии почти часа этот орган восстанавливал свою возбудимость, и то даже не до полной степени. На поврежденную точку помещался катод, а на листовую подушечку или около нее — анод. Возбуждение снова вызывалось замыканием на аноде. Единственное отличие в этом случае заключалось в том, что вследствие частичной потери чувствительности подушечкой сила тока, вызывающая более высокие типы ответов, должна была быть увеличена.

Из этих опытов следует, что новые типы ответов — тип III и тип IV — есть нормальное явление. Дальнейшее рассмотрение этого вопроса будет отложено до тех пор, пока не будут подробно разобраны реакции других видов растений на сильные токи.

Листовые пластинки *Mimosa*

Я уже указывал на опасение, которое возникло у меня вначале, а именно, что до некоторой степени неожиданное возникновение возбуждения на аноде при замыкании в действительности может быть следствием проведения возбуждения, возникающего на удаленной точке катода. Я описал также различные приемы, с помощью которых эти сомнения были в конце концов разрешены. Одним из этих приемов было предварительное повреждение точки катода сильным нагреванием для устранения возможного источника возбуждения. Однако мне все же хотелось найти какие-нибудь другие пути для окончательной демонстрации независимого характера возбуждения сильным током, возникающего на аноде при замыкании.

Я нашел, что для этой цели лучше всего подходят листовые пластинки *Mimosa*. Были сделаны два биполярных подведения к средним точкам двух различных подчешков. При этом каждый электрод находился в контакте со средней жилкой листа в точках прикрепления двух противоположных подушечек листовых пластинок. При такой постановке опыта можно было легко определить, носит ли возбуждение на аноде при замыкании местный характер или оно приходит от удаленного катода, поскольку невозможно представить, чтобы возбуждение могло проводиться от одного подчешка к другому, не вызывая при этом опускания промежуточных листовых пластинок. Если имеют место независимые возбуждения, то этот факт будет обнаружен по немедленному опусканию листовых пластинок в определенных точках, в данном случае в местах прикрепления двух электродов. Что касается передачи возбуждения, то это легко можно проследить по последовательному опусканию листовых пластинок.

Теперь опишем опыт, в котором ток был подведен вышеописанным образом. Силу тока повышали постепенно до максимума. Начали с 0,75 мка и нашли, что возбуждение возникло только при замыкании на катоде. Когда

ток увеличили до 2,5 мка, возбуждение возникло на катоде при замыкании и на аноде при размыкании. В этих двух случаях мы имеем знакомые эффекты типа I и типа II. Однако при работе с идентичным растением при повышении силы тока до 5 мка было найдено, что возбуждение возникает на биполярных контактах одновременно как на катоде, так и на аноде при замыкании. Тот факт, что опускание листа при действии анода не имеет ничего общего с каким-либо проведением возбуждения с катода, стал очевиден при медленном движении волн возбуждения, исходящих независимо из двух точек по направлению друг к другу. Здесь нужно отметить, что можно сделать это явление еще более заметным, если взять для опыта листовые пластинки, несколько постаревшие и не очень чувствительные. В таком случае можно заставить волну двигаться столь медленно, сколь это желательно.

Мы видели, что при сильном токе возбуждение возникает в момент замыкания на катоде и на аноде. При размыкании тока возбуждение обнаруживается только на аноде. Итак, мы имеем возбудительный эффект типа III, а именно **KmAmAb**, полученный независимо в опыте с листовыми пластинками *Mimosa*.

Используя минимальный ток, достаточный для проявления типа III, мы находим, что возбуждение на аноде при замыкании до некоторой степени локализовано, в то время как при замыкании на катоде оно передается на заметное расстояние. Однако при увеличении тока способность к проведению возбуждения, возникающего на аноде при замыкании, сильно увеличивается [38].

Возвратившись еще раз к этому опыту, я нашел, что когда ток увеличивали до 12 мка, возбуждение возникало на катоде и на аноде при замыкании и при размыкании. Здесь мы имеем свойства эффектов типа IV, а именно, **KmKbAmAb**. В табл. 1 дан краткий обзор этих результатов.

Эти заключения были подтверждены одинаковыми результатами не менее чем тридцати различных групп опытов с листовыми пластинками

Таблица 1
Действие тока увеличивающейся силы
на *Mimosa*

Сила тока, мка	Вызванное возбуждение	Характер типа
0,75	Km	Тип I
2,5	KmAb	Тип II
5	KmAmAb	Тип III
12	KmKbAmAb	Тип IV

Mimosa. Единственное различие в опытах заключалось в том, что для менее чувствительных образцов требовался относительно более сильный ток. Так, у несколько более старых листьев сила тока, необходимая для типа I, была равна 1 мка, для типа II — 3, для типа III — 7,4 и для типа IV — 15 мка.

Листовые пластинки *Biophytum*

С листовыми пластинками *Biophytum* получены почти аналогичные результаты. Так, у данного образца эффект типа I, Km, проявлялся при силе тока 0,5 мка. Когда ток усиливали до 2 мка, ответ превращался в KmAb, т. е. в тип II. При 3,5 мка появлялись эффекты, свойственные типу III, KmAmAb, и, наконец, при токе силой в 10 мка был получен ответ типа IV, а именно, KmKbAmAb. Эти результаты обобщены в табл. 2.

Таблица 2

Действие тока увеличивающейся силы на
листовые пластинки *Biophytum*

Сила тока, мка	Вызываемое возбуждение	Характер типа
0,5	Km	Тип I
2	KmAb	Тип II
3,5	KmAmAb	Тип III
10	KmKbAmAb	Тип IV

Эти результаты были подтверждены пятьюдесятью группами опытов на различных образцах *Biophytum*.

Листовые пластинки *Averrhoa carambola*

Как уже объяснялось, эти листовые пластинки сравнительно мало чувствительны и поэтому требуют более высокой ЭДС и более сильного тока. Я получил с этими растениями, как и ранее, четыре типа эффектов в их обычной последовательности. Так, в данном опыте ток силой в 4 мка дал Km — эффект, свойственный типу I (табл. 3).

Когда ток увеличили до 11 мка, было получено возбуждение KmAb, составляющее тип II. При токе в 20 мка был получен результат KmAmAb, или тип III. И, наконец, при 30 мка наблюдалась характерная реакция типа IV, а именно, KmKbAmAb.

Эти результаты были подтверждены на десяти различных образцах.

Итак, я описал около ста опытов с различными видами чувствительных растений, которые убедительно показывают существование полярных реакций типа III и типа IV.

Таблица 3

Действие тока увеличивающейся силы
на листовые пластинки *Averrhoa carambola*

Сила тока, мкА	Вызванное возбуждение	Характер типа
4	Km	Тип I
11	KmAb	Тип II
20	KmAmAb	Тип III
30	KmKbAmAb	Тип IV

Существует альтернативная гипотеза, рассматривающая эффекты, наблюдаемые в типах III и IV, как происходящие вследствие образования вторичных полюсов. Точные физические условия, при которых возможно образование вторичного полюса, вызывающего осложнения в явлениях возбуждения, были ясно показаны в опытах Энгельмана и Бидермана^[39] с мочеточником кролика. При действии умеренного тока на изолированный препарат оказалось, что возбуждение возникало лишь на катоде при замыкании и на аноде при размыкании. Но если объект укладывали на хорошо проводящую подставку, например на смоченную соевым раствором глину, то было найдено, что реакции принимали строго обратный характер, а именно, анод возбуждал при замыкании, а катод — при размыкании. Противоположный характер эффектов при изменении условий объясняли тем фактом, что во втором из этих случаев мы имеем проводящую поверхность, которая делает возможным возникновение диффузии тока и обильное появление вторичных полюсов. Так, около катода образуются многочисленные вторичные аноды, а около анода — многочисленные вторичные катоды. Именно эти вторичные катоды, находящиеся по соседству с анодом, вызывают возбуждение на аноде при замыкании. Напротив, по соседству с первичным катодом возникновению возбуждения препятствует угнетающее влияние вторичных анодных точек. Присутствие вторичных полюсов, таким образом, вызывает кажущееся превращение нормальных эффектов одновременно у двух электродов. Можно предположить, что одновременность обратного превращения является доказательством существования вторичных полюсов.

Можно ли объяснить эффекты типа III и IV, наблюдаемые у *Mimosa*, как противоречащие законам Пфлюгера, какими-то физическими условиями опыта? Отвечая на это, можно указать, что в описанных опытах, которые проводились в соответствии с биполярным методом, подведение тока было произведено непосредственно к двум сокращающимся листовым подушечкам. Нить, образовавшая полную петлю, была обернута вокруг каждого

органа, который был, таким образом, непрерывно и по всей окружности анодом или катодом. Более того, в этом случае орган был изолирован и свободен, подобно изолированному мочеточнику. Следовательно, здесь отсутствовали условия, благоприятствующие образованию вторичных полюсов. Будь здесь такая возможность, мы могли бы ожидать, что превращение нормальных эффектов наступит более или менее с самого начала и появится одновременно у двух контактов.

Вместо этого мы нашли, что на первых двух стадиях при слабом и умеренном токе реакции органа были абсолютно нормальными. И только далее у того же самого растения и при таком же подведении тока при одном лишь усилении тока мы получили эффект, свойственный третьему типу, а именно, одновременное возбуждение на катоде и на аноде при замыкании и возбуждение на аноде при размыкании. Если допустить существование какой-нибудь индукции вторичного тока, то возбуждение должно возникнуть на аноде при замыкании и на катоде при размыкании.

Если исходить из всех отмеченных соображений, то представляется, что нормальным результатом действия сильного тока на *Mimosa* и другие чувствительные растения является возбуждение на катоде и на аноде при замыкании и на аноде только при размыкании. Эти результаты и данные по типу IV, непосредственно примыкающие к ним, характерны и отличаются от любого из двух типов, рассмотренных ранее. Более того, описываемые эффекты нельзя удовлетворительно объяснить, допуская возникновение гипотетических вторичных полюсов. Взгляд на эти эффекты как на физиологические процессы получит поддержку в следующей главе, когда мы будем рассматривать отклонения в полярных эффектах при физиологических изменениях.

Выводы

Если умеренное увеличение силы тока превращает полярные реакции из типа I в тип II, то дальнейшее увеличение силы тока ведет к возникновению реакций, свойственных другим типам.

Законы Пфлюгера не полностью обобщают полярное действие тока. При большой силе тока появляются два дополнительных типа реакций: тип III и тип IV. Они могут быть включены в следующий дополнительный закон полярного действия сильного тока:

При действии сильного тока возбуждение возникает на катоде и на аноде при замыкании и на аноде при размыкании.

При еще более сильном токе возбуждение возникает на аноде и на катоде как при замыкании, так и при размыкании.

Эти четыре характерные типы реакций последовательно наблюдаются при повышении силы тока у всех чувствительных растений.

Глава XIX

ИЗМЕНЕНИЕ ПОЛЯРНЫХ РЕАКЦИЙ ПРИ ТКАНЕВЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯХ

Изменение полярных реакций при изменениях в ткани — Влияние возраста — Последствие умеренного раздражения — Измененный полярный эффект: возбуждение под катодом и под анодом при замыкании; возбуждение под катодом при замыкании и при размыкании и под анодом при замыкании — Общий обзор полярных реакций

В процессе наших исследований действия тока на подушечки различных листьев *Mimosa* найдено, что в начале лета обычные эффекты, которые были описаны как универсальные, возникают в своей последовательности. Но в более позднее время года, в конце сезона дождей, когда растения начинали плодоносить, мы были озадачены появлением каких-то новых и неожиданных типов ответа, с которыми до тех пор не были знакомы. Так, у некоторых листьев реакция возбуждения при действии умеренного тока возникала под катодом и анодом при замыкании. Следует вспомнить, что такой ответ наблюдал Ферворн у *Amphistigma* [40]. Помимо этого, у некоторых других листьев при очень сильном токе полярное возбуждение возникало под катодом при замыкании и при размыкании и под анодом при замыкании. Это также напоминает ответные реакции *Actinosphaerium*, которые наблюдал Кюне [28]. Нами было найдено очень большое число листьев с этими специфическими реакциями, что исключало мысль об их случайном происхождении. Эти реакции чаще появлялись поздним летом, чем зимой.

Я проделал много опытов с целью выяснения этих аномалий и нашел, что нормальные полярные реакции растений способны изменяться в большей или меньшей степени под влиянием различных физиологических факторов. Среди них наиболее важным является возраст растений и время года. Сначала будут описаны опыты по влиянию возраста на изменение ответа.

Влияние возраста

Невозможно отрывать вопрос о возрасте листа от вопроса о том раздражении солнечным светом, которое лист получал за свою предшествующую жизнь. Если обследовать растение, то мы обнаружим, что самые верхние

листья будут совсем зеленые, так как они недолго подвергались действию света. Следующие листья, расположенные ниже, будут старше и в результате более длительного действия солнечного света будут иметь коричневатокрасный цвет. Листья, расположенные еще ниже, будут еще старше и имеют еще более интенсивную красновато-коричневую окраску. Таким образом, последовательность листьев в отношении возраста, идущая сверху вниз, соответствует другой последовательности, отражающей продолжительность раздражения солнечным светом.

Следует помнить, что мы можем в общих чертах классифицировать состояние ткани по трем различным фазам: первая — преоптимальное, или субтоническое состояние; вторая — оптимальное; третья — постоптимальное состояние, в котором мы наблюдали приближение к состоянию утомления. Умеренное раздражение, как мы видели, переводит ткань из преоптимального состояния в оптимальное, что сопровождается повышением возбудимости. Напротив, избыточное или слишком продолжительное раздражение переведет ее в постоптимальное состояние, которому свойственно угнетение возбудимости.

Основываясь на этой точке зрения, мы могли бы ожидать, что самый верхний, т. е. самый юный лист *Mimosa* находится в преоптимальном и, следовательно, наименее чувствительном состоянии. По мере спуска вниз чувствительность листьев должна была бы достигнуть максимума. После того, как достигнут максимум, возбудимость более нижних листьев должна прогрессивно уменьшаться. Если представить это чередование в виде кривой, то сначала бы наблюдался подъем до высшей точки, а затем резкий поворот и опускание. Более или менее скрытые изменения возбудимости, наступающие с возрастом, будут либо независимы от этого состояния, либо будут сопутствовать ему. Прежде чем подвергнуть это заключение проверке, я опишу опыт, показывающий, что последствие умеренного раздражения повышает восприимчивость субтонической ткани к полярному возбуждению.

Последствие умеренного раздражения

Для этой цели я использовал растение, которое, как мне казалось, было в преоптимальном состоянии, и получил запись его ответов при полярном возбуждении одинаковым током до и после нанесения тетанизирующих ударов умеренной силы и длительности.

При ЭДС 16 в обнаружено возбуждение (рис. 127) под катодом при замыкании и под анодом при размыкании, что свойственно типу II. Затем запись приостановили и наносили тетанизирующие электрические удары умеренной силы, продолжавшиеся 2 мин. После 15-минутного периода покоя снова получили запись полярного возбуждения *T*, используя такую же ЭДС, как и раньше, а именно, 16 в. Следует помнить, что до тетанизации эта ЭДС,

хотя и была способна вызвать возбуждение при *Ab*, при *Am* она была неэффективна. Однако после тетанизации возбуждение *Am* становится эффективным. Таким образом, последствие умеренного раздражения превратило полярные реакции типа II, *KmAb*, в тип III, *KmAmAb* (табл. 1).

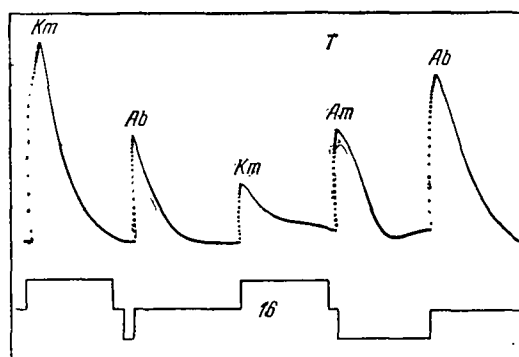


Рис. 127. Превращение типа II в тип III в результате предыдущего раздражения

Первые две записи получены до, а последние три — после тетанизации

Как уже указывалось, самые молодые зеленые листья на вершине растения L_1 можно рассматривать как находящиеся в субтоническом состоянии. Нижележащие листья L_2 нужно рассматривать как получившие предварительное умеренное раздражение.

Таблица 1

Одновременное действие тока увеличивающейся силы на очень молодой L_1 и несколько более старый лист L_2

Эффективная сила тока	Типы ответной реакции			
	I <i>Km</i>	II <i>KmAb</i>	III <i>KmAmAb</i>	IV <i>KmKbAmAb</i>
	<i>мкА</i>			
Для L_1	От 4 до 8	12,7	20	—
Для L_2	От 4 до 5	5,6	6,3	20

Из только что описанного опыта можно сделать вывод о том, что одинаковый ток будет вызывать ответ более высокого типа у L_2 , чем у L_1 .

Чтобы проверить это заключение, я взял растение и произвел биполярное подведение тока ко второму и четвертому листьям сверху. Помимо этого, вторая пара биполярных электродов была подведена к пятому и седьмому листьям сверху. Эти листья будут обозначены как L_3 (старый) и L_4 (очень старый). Результаты, полученные на второй паре листьев, будут разобраны отдельно.

Выше я привел обобщенные в таблице результаты, полученные с L_1 и L_2 . Способ проведения опыта был следующим. Ток постепенно увеличивали, пока не достигали появления последовательных типов ответных реакций в том или ином листе.

Максимальный ток в 8 мка вызывал ответы типа I в очень молодом листе L_1 , в то время как гораздо более слабый ток в 5,6 мка был достаточен в случае L_2 , чтобы вызвать тип II. Сходное относительное повышение эффекта у несколько более старого образца имело место также и в последующих типах ответа. Так, в то время как 12,7 мка ведут к возникновению у L_1 типа II, достаточна сила тока, в два раза меньшая, чтобы вызвать у L_2 тип III. И, наконец, в то время как 20 мка вызывают тип III у L_1 , такой же ток у L_2 вызывает тип IV.

Итак, после того, как подтвердилось наше предположение о сравнительной чувствительности двух молодых листьев, мы можем ожидать, что у более старых листьев результаты будут противоположны, т. е. возбудимость будет уменьшаться по мере старения. В табл. 2 показано сравнительное влияние усиливающегося тока на листья одного и того же растения L_3 и L_4 (старый и очень старый). Для большего удобства сравнения мы повторно приводим эффекты у L_1 и L_2 .

Таблица 2

Полярное действие тока на листья разного возраста

	I Km	II KmAb'	III KmAmAb	IV KmKbAmAb
	мка			
L_1	От 4 до 8	12,7	20	—
L_2	От 4 до 5	5,6	6,3	20
L_3	От 4 до 16	—	20	23
L_4	От 4 до 21	—	23	—

Из этого опыта видно, что 1) общая возбудимость, достигшая максимума у L_2 , претерпевает прогрессивное уменьшение с возрастом; 2) способность Km вызывать возбуждение уменьшалась очень слабо, а способность Ab — очень значительно. Это видно из того факта, что в то время как воз-

буждение при *Ab* проявлялось в наиболее молодом листе (L_1) при 12,7 мка, в L_2 — при 5,6 мка, никакого возбуждения в L_3 и L_4 не обнаруживалось при таком сильном токе, как 19 мка. Понижение возбуждающей способности *Am*, напротив, было очень незначительным; в L_1 возбуждение на аноде при замыкании вызывалось 20 мка, в L_2 — 6,3, в L_3 — 20 и в L_4 — 23 мка. Следует отметить, что в двух листьях L_3 и L_4 возбуждение типа **KmAb** не наступило.

Кажущееся исчезновение типа II, KmAb

Теперь мы рассмотрим возможность появления новых типов полярных реакций при прогрессивном уменьшении возбуждения при *Ab*. Обратившись к таблице 2, мы увидим, что вследствие большего снижения возбудимости *Ab* снижается до уровня возбудительной реакции *Am*. Обычно возбуждение, вызываемое размыканием на аноде, *Ab* наступает раньше, чем вызываемое на аноде замыканием, *Am*. И это является причиной того, почему **KmAb**, или тип II, предшествует **KmAmAb**, или типу III. Но теперь,

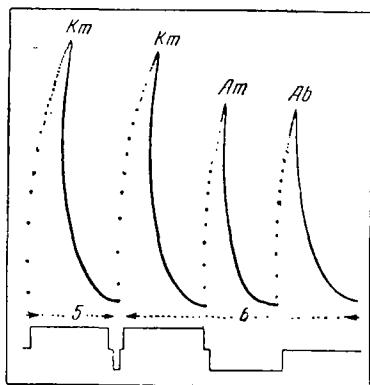


Рис. 128. Резкий переход от типа I к типу III с исчезновением типа II

когда *Am* и *Ab* равноценны, второй не может возникать раньше, и оба они проявляются при одинаковой минимальной силе тока. Следовательно, последовательность возбудительных реакций при усилении тока такова: I, Km; II отсутствует; III, **KmAmAb**. На рис. 128 показана серия записей, в которой вслед за типом I, Km непосредственно следует тип III, **KmAmAb**, при небольшом увеличении ЭДС — с 5 до 6 в. Здесь можно указать, что в позднее время

года и отчасти в старых листьях я сталкивался с таким исчезновением типа II, что часто приводило меня в затруднение, однако количественное объяснение, которое было только что дано, вполне объясняет это явление.

Мы видели, что при некоторых условиях возбуждение *Ab* уменьшается с большей скоростью, чем *Am*, и рассмотрели конечный результат, когда оба они становятся равными. При некоторых обстоятельствах вполне возможно, что это относительное понижение восприимчивости к возбуждению на аноде при размыкании может продолжаться и дальше. Далее может случиться, что *Am* станет более эффективным, чем *Ab*. Последовательность возбудительных реакций в этом случае была бы: I, Km; II, **KmAm**; III, **KmAmAb** (табл. 3).

Здесь следует отметить, что для того, чтобы избежать введения добавочного номера у типа **KmAm**, который возникает вместо **KmAb**, его обозна-

Таблица 3
Изменение нормальных типов при понижении
эффективности Ab

Нормальные типы $Ab > Am$	Изменения (a) $Ab = Am$	Изменения (b) $Ab < Am$
I Km	I Km	I Km
II KmAb	II O	II KmAm
III KmAmAb	III KmAmAb	III KmAmAb

чали как II' или II переходный. В прилагаемой таблице эти теоретические изменения типов ответной реакции вследствие снижения эффективности Ab можно видеть размещенными в удобной форме. При нормальных условиях эффективность Ab больше, чем Am ; при изменении она может стать (a) равной или (b) менее эффективной, чем Am .

Измененный ответ KmAm

Уже демонстрировалось наличие измененного возбуждения (a) с исчезающим $KmAb$. Далее мы подходим к теоретически возможному измененному типу $KmAm$. Как уже указывалось, при некоторых обстоятельствах, особенно

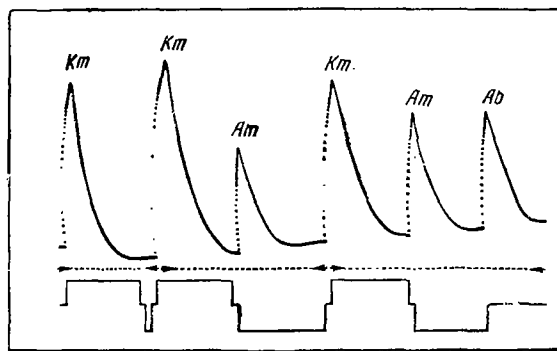


Рис. 129. Полярные реакции Km , $KmAm$, $KmAmAb$
при постоянно увеличивающемся токе

в позднее время года и в более старых образцах, мы сталкиваемся с этим типом не так уже редко. Серия записей, воспроизведенная на рис. 129, показывает три цикла влияния усиливающего тока. В этом случае приложенная ЭДС повышалась с 6 до 8 в, а затем до 10 в. Можно видеть, что стадия $KmAb$,

по-видимому, исчезла, а ее место заняла **KmAm**. Сводка результатов, полученных на четырех разных растениях при постепенно повышающейся ЭДС, дается в следующей таблице. Реакции каждого определенного типа отмечены косым крестом.

Ясно, что во всех этих случаях мы имеем исчезновение типа **KmAb** и замену его переходным типом **KmAm**. Здесь можно упомянуть, что в некоторых случаях было найдено, что это характерное возбуждение, возникающее и под катодом, и под анодом, только при замыкании сохраняется в широких границах значений силы тока. Очевидно сходство этого типа с ответом *Amphistigma* (табл. 4).

Таблица 4

Данные опыта с разными растениями по выявлению эффекта **KmAm**

Растение	ЭДС, в	Km	KmAb	KmAm	KmAmAb	Растение	ЭДС, в	Km	KmAb	KmAm	KmAmAb
1	6	×	—	—	—	3	2	×	—	—	—
	8	—	—	×	—		4	—	—	×	—
	10	—	—	—	×		6	—	—	—	×
2	4	×	—	—	—	4	12	×	—	—	—
	6	—	—	×	—		18	—	—	×	—
							22	—	—	—	×

Измененный ответ **KmKbAm**

Если при *Ab* вызванное возбуждение будет уменьшаться еще сильнее, оно может понизиться за пределы эффективности катода при размыкании. В таком случае для данного тока возбуждение при *Ab* будет меньше, чем при *Am* или *Kb*. Следовательно, эффект анода при размыкании исчезнет и формула возбуждения для этого типа при некотором значении силы тока станет **KmKbAm**, что мы можем обозначить, как *III переходный тип*. Интересно, что эта особая измененная форма ответа встречается нередко, особенно в очень тонких листьях и черешках.

В табл. 5 показаны такие результаты, полученные на четырех различных растениях.

Запись, показывающая возбуждение **KmKbAm**, помещена на фиг. 130.

В заключение мы можем сделать краткий обзор полярных реакций живых тканей, а также теорий и взглядов относительно этого вопроса.

Во-первых, многие поддерживают универсальность закона Пфлюгера. Их точка зрения можно противопоставить тот факт, что в нефбриллированной протоплазме *Protozoa* наблюдаемые реакции более или менее противоположны тем, которые обобщены Пфлюгером.

Таблица 5

Проявление возбуждения типа $KmKbAm$

Образец	ЭДС, в	Km	$KmAb$	$KmAm$	$KmAmAb$	$KmKbAb$
1	10	×	—	—	—	—
	12	—	—	×	—	—
	16	—	—	—	—	×
2	2	×	—	—	—	—
	4	—	—	×	—	—
	От 6 до 10	—	—	—	—	×
3	От 4 до 9	×	—	—	—	—
	От 12 до 18	—	—	×	—	—
	20	—	—	—	—	×
4	4	×	—	—	—	—
	16	—	—	—	—	×

Далее некоторые исследователи поддерживают точку зрения Ферворна, что при аномальных реакциях нефибриллированной протоплазмы *Protozoa* не может существовать каких-либо закономерностей, носящих универсальный характер.

Однако еще существует и третья возможная точка зрения. Я показал, что реакции фибриллированной и нефибриллированной протоплазмы не обязательно противоположны, поскольку растение в известных пределах силы тока обнаруживает реакции, идентичные тем, которые нормальны для животных тканей.

Если мы затем находим, что обычные реакции стадии I, а именно, ответ на одно лишь замыкание на катоде, могут преобразоваться в реакции стадии II, т. е. в ответ на катод при замыкании и на аноде при размыкании при одном лишь увеличении силы тока, то почему можно исключить возможность дальнейшего превращения в типы III и IV при увеличении силы тока?

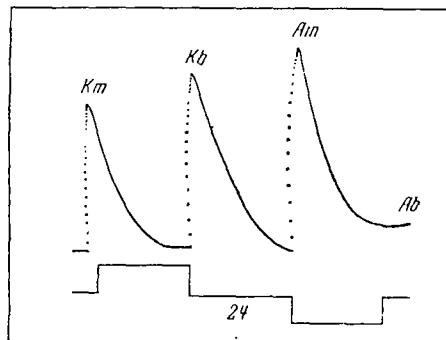


Рис. 130. Запись, показывающая измененный ответ $KmKbAm$

Возможность такого преобразования была, как я думаю, продемонстрирована в опытах, описанных в этой и предыдущей главах на большом количестве видов чувствительных растений. Также было показано, что эти полярные реакции изменяются при изменении физиологического состояния тканей. И, наконец, было показано, что у растений, реакции которых, как установлено, идентичны реакциям животных, при раздельном или совместном действии усиливающегося тока и изменений в физиологическом состоянии, можно получить ответ, сходный с так называемыми аномальными ответами, свойственными *Protozoa*.

В ы в о д ы

Последствие умеренного раздражения превращает полярные реакции данного типа в один из более высоких типов.

При действии одинакового возбуждающего тока тип реакции зависит от возраста растения. Умеренно молодое растение дает более высокий тип реакции, чем очень молодое или старое растение.

В результате изменений, происходящих в ткани, ее возбудимость претерпевает прогрессивное уменьшение. Вследствие этого у *Mimosa* иногда обнаруживаются реакции **KmA_m** и **KmKbA_m**.

Полярные реакции *Protozoa* не являются исключением. Подобные эффекты наблюдаются у *Mimosa* при специфических условиях.

Глава XX

МНОГОКРАТНЫЙ И АВТОМАТИЧЕСКИЙ ОТВЕТЫ

*Колеблящийся регистратор — Латентный период у *Biophytum* — Рефрактерный период — Ответ по принципу «все или ничего» — Многократный электрический ответ на одиночное сильное раздражение — Многократный механический ответ на сильные раздражения у *Biophytum* и *Averrhoa* — Продолжительность многократного и автоматического ответов — Переход обычного ответа *Biophytum* в автоматический при избытке накопленной энергии — Переход автоматического ответа *Desmodium* в обычный при исчерпании запасов энергии*

Мы подробно изучили характеристику ответа листа *Mimosa*. Теперь перейдем к изучению ответов листовой пластинки *Biophytum*. В процессе этого исследования мы будем наблюдать новые классы явлений большой теоретической важности.

Трудности, связанные с получением автоматических записей этого растения, чрезвычайно велики. Листовые пластинки его очень тонки, и напряжение, возникающее в процессе опускания при возбуждении, очень невелико. Я преодолел эти затруднения, используя для записи оптический писчик, в котором движущееся пятно света или оставляло кривую ответа на движущейся фотографической пластинке, или за ним следовало перо наблюдателя, вычеркивающее кривую ответа на движущемся барабане, покрытом бумагой. У этих устройств были свои недостатки, и мне хотелось придумать простой и эффективный способ, обеспечивающий запись совершенно автоматически.

Было найдено, что резонирующий регистратор не подходит для отметки движений у *Biophytum*, потому что даже самая легкая стальная проволока была слишком тяжелой для натяжения, вызванного листовой пластинкой. Единственный писчик, подходящий для записи таких движений, был сделан из особого рода соломы, которая соединяла в себе прочность и чрезвычайную легкость. Я пробовал использовать тончайшие перышки маленьких птиц, но они оказались не столь эффективными, как избранный образец соломы, который мне посчастливилось найти позднее. Хотя мне и повезло в выборе писчика, это повлекло за собой другую трудность — он был не магнитным, следовательно, отпала возможность использовать его для

резонирующей вибрации. Поэтому я должен был сконструировать некоторые приспособления, с помощью которых можно было бы поддерживать записывающую пластинку в состоянии колебания. Записывающую пластинку сделали, насколько это возможно, легкой, используя стеклянные диапозитивы для волшебного фонаря; несущая рамка была сделана из алюминия.



Рис. 131. Фотография резонирующего регистратора (в $\frac{1}{4}$ натуральной величины)

С помощью электрического мотора и эксцентрического устройства заставляли держатель пластинки вибрировать туда и обратно. Частота вибрации регулировалась с помощью электрического тока (рис. 131).

На держателе пластинки укреплены маленькие колесики, передвигающиеся между вертикальными рельсами вверх и вниз. Таким образом, записывающая пластинка перемещается в горизонтальном направлении вместо вертикального. Имеется также специальная защелка, не показанная на этом рисунке. В определенный момент движения пластинки защелка открывается, что вызывает прохождение через растение одиночного размыкательного удара. Момент раздражения отмечается обычным образом на движущейся пластинке, а число точек между этой отметкой и началом ответа позволяет нам определить латентный период,

если раздражение было прямым, и скорость проведения, если оно было непрямым. Во втором случае необходимо знать расстояние между точкой нанесения раздражения на среднюю жилку и отвечающей листовой пластинкой.

Для определения латентного периода и скорости проведения частота колебания пластинки должна быть около 10 раз в секунду. Однако для простого получения записей ответа такая высокая частота колебаний не нужна.

Определение латентного периода

Произведя запись ответа *Biophytum* на быстро движущейся пластинке при помощи регистратора с частотой колебания 10 в секунду, мы увидели (рис. 132), что между отметкой раздражения и началом ответа располага-

лись четыре точки. Следовательно, латентный период листовой пластинки составлял 0,4 сек. Эта величина представляется очень высокой по сравнению с латентным периодом *Mimosa*, равным 0,1 сек. Возможно, это различие обусловлено некоторыми свойствами ответа *Biophytum*. На животных тканях найдено, что однократно отвечающая мышца лягушки имеет латентный период порядка 0,01 сек., а многократно отвечающая ткань сердца имеет латентный период около 0,1 сек., или в десять раз длиннее. Вскоре мы увидим, что листовая пластинка *Biophytum* обнаруживает многократный ответ.

Если нанести второе раздражение через короткий интервал времени после первого, то мы найдем, что оно окажется неэффективным, пока не пройдет некоторый минимальный промежуток времени после первого раздражения. В этих случаях листочек не реагирует на вторые раздражения, пока не пройдет рефрактерный период. Минимальный промежуток времени, который должен пройти перед вторым раздражением, — рефрактерный период — может быть различным для различных растений. Обычно у *Biophytum* он длится около 10 сек.

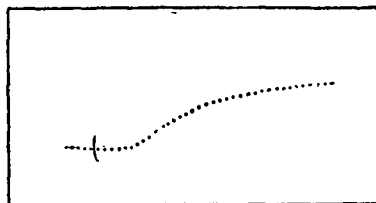


Рис. 132. Запись латентного периода листовой пластинки *Biophytum*

Частота вибрации регистратора — 10 колебаний в секунду

Ответ по принципу «все или ничего»

В одной из предыдущих глав приведена запись ответа *Biophytum* при одиночном раздражении (рис. 15). Теперь мы будем изучать влияние увеличивающейся силы раздражения на амплитуду ответной реакции. Мы видели, что у *Mimosa* повышение силы раздражения обычно вызывает возрастание амплитуды ответа, но до определенного предела. То же самое верно и для ответов скелетных мышц лягушки.

Производя опыты с *Biophytum*, сначала определили минимальную силу индукционного удара, которая способна вызвать ответ. Она оказалась равной 0,1 единицы. Затем производилась запись ответа при минимальном раздражении. После этого был записан второй ответ на раздражение в десять раз более сильное. Можно видеть, что минимальное и максимальное раздражения вызывали практически одинаковый ответ (рис. 133). Другими словами, мы имели здесь ответ по принципу «все или ничего». Листовые пластинки либо отвечают полностью, либо совсем не отвечают.

Имеется любопытное сходство между только что описанными ответами растительных организмов и ответами сердечной мышцы животных. Латентный период сердца животного сравнительно велик, и при этом оно.

обнаруживает продолжительный рефракторный период. Ответ сердца также проходит по принципу «все или ничего», оно отвечает либо полностью, либо совсем не отвечает^[41].

Если мы возвратимся к *Biophytum*, то увидим, что для того, чтобы вызвать какой-либо ответ, нужна некоторая минимальная сила раздражения. Но, если дальше увеличить силу этого раздражения, внешнее выражение возбуждения или ответ листовой пластинки останется таким, каким он

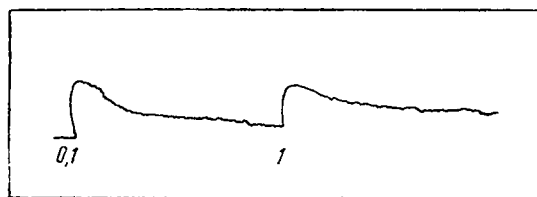


Рис. 133. Запись ответов *Biophytum* при раздражениях 0,1 и 1 единица соответственно

и был. Что же делается с избытком энергии, которая вносится в растение в форме раздражения? Не обязательно считать, что в любом случае вся энергия раздражения расходуется на полезную работу. Часть ее может быть растрчена впустую в виде тепла. Однако, с другой стороны, возможно, что избыток энергии может запасаться, чтобы в нужное время найти соответствующее применение. Если взять пример из физики, то запасаемую энергию можно сравнить со сжатой пружиной, распрямление которой приводит к продолжительным и ритмическим колебаниям. Тогда встает вопрос, существует ли в листовой пластинке *Biophytum*, подвергшейся избыточному раздражению, аналогичный запас энергии. Если предположить, что он имеет место, тогда излишняя энергия могла бы использоваться для какой-то внутренней работы, незаметной для наблюдателя, или она могла бы при благоприятных условиях и в присутствии подходящего двигательного индикатора найти выход в ритмических движениях.

Я уже указывал на другой способ регистрации возбуждения у растений, а именно, электрический. Используя его, я часто наблюдал, что при умеренном раздражении одиночный раздражитель ведет к возникновению однократного электрического ответа, однако при действии сильного раздражения он приводил к возникновению серии ответов. Таким образом, в то время как слабое раздражение вызывало однократный ответ, сильное раздражение приводило к возникновению многократных ответов.

Помня это и особые свойства ответа *Biophytum*, я ожидал показать наличие многократных ответов в виде механических движений. Уже отмечалось, что при сильном раздражении *Biophytum* его листовые пластинки

складываются не однократно, а два раза. Мне казалось, что это любопытное явление сходно с многократным ответом ритмической ткани животных, и я надеялся, что можно вместо двух сокращений получить длинную серию ритмических ответов. Чтобы получить это в случае *Biophytum*, было необходимо предотвратить полное складывание листовых пластинок, которое делает невозможным дальнейшее проявление механического ответа [5]. Это обеспечивалось помещением на второе плечо балансира легкого противовеса. В результате этого увеличивалось напряжение, ускоряющее процесс восстановления, что, в свою очередь, препятствовало полному закрыванию листовой пластинки.

Затем получили записи ответов *Biophytum* на раздражения увеличивающейся силы. Раздражения наносились с интервалами в 3 мин. (рис. 134).

Последовательно нанесенные раздражения имели силу 0,1; 0,5; 1 и 2. Вследствие неполного восстановления линия основания на графике, как видно,

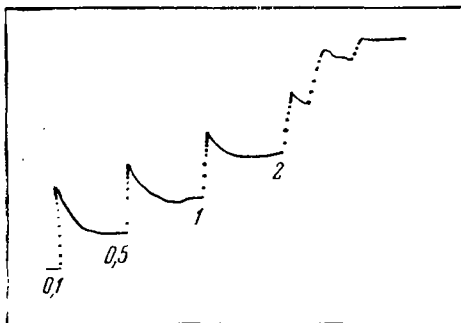


Рис. 134. Ответ листовой пластинки *Biophytum* на раздражения в 0,1; 0,5; 1 и 2

В конце ответ стал многократным

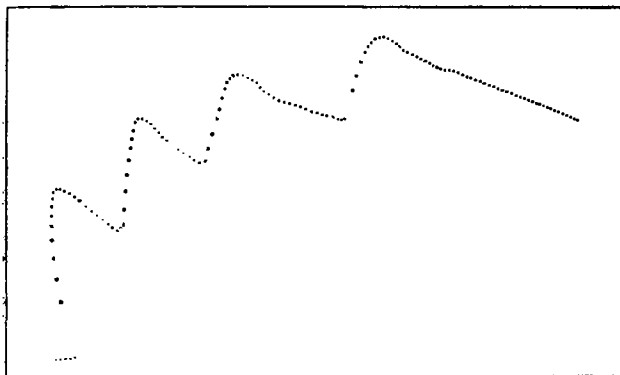


Рис. 135. Многократный ответ *Biophytum* при одиночном сильном электрическом ударе

смещается вверх. Амплитуда последовательных ответов почти одинакова, хотя раздражения увеличиваются. При нанесении четвертого раздражения, силой 2, мы обнаруживаем, что ответ становится многократным. Итак,

мы видим, что в то время как одиночное раздражение умеренной силы ведет к возникновению однократного ответа, сильное раздражение дает начало серии многократных ответов. На рис. 135 отражены многократные ответы *Biophytum* на не очень сильное электрическое раздражение; видно четыре многократных ответа, возникших за 6 мин. На рис. 136 показаны многократные ответы, полученные у *Averrhoa carambola* при действии на нее

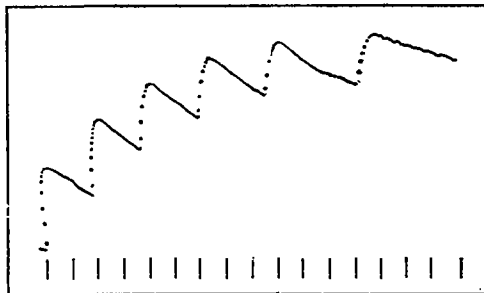


Рис. 136. Многократный ответ в *Averrhoa* при одиночном сильном электрическом раздражении

Вертикальные отметки внизу в этом и следующих записях указывают интервалы в 1 мин.

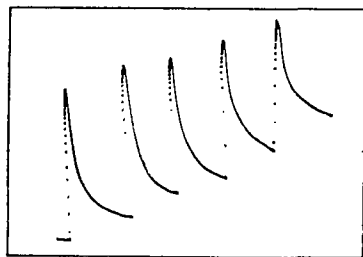


Рис. 137. Многократное возбуждение у *Biophytum* при постоянном освещении

сильного одиночного индукционного удара. Здесь видны шесть ответов, возникших за 15 мин.; средний период одной пульсации равен 2,5 мин.

Мы также наблюдали многократные ответы, вызванные у *Biophytum* действием постоянного тока (ср. с рис. 124). Многократные ответы возникают также у *Biophytum* и *Averrhoa* при действии постоянного света. Я привожу запись (рис. 137), на которой видно наличие пяти многократных ответов в течение 8 мин. при продолжительном действии света дуговой лампы.

Я наблюдал также многократные ответы и при других видах раздражения. На рис. 138 дана запись многократных ответов, вызванных действием сильного теплового раздражения. В некоторых других случаях я получил целых 15 периодических ответов при действии одиночного теплового удара.

На рис. 139 показана серия многократных ответов, вызванная сильным химическим раздражением. Это было достигнуто после нанесения на черешок капли соляной кислоты.

Из этих опытов ясно, что ритмические серии ответов не обязательно вызываются предшествующим периодическим раздражением. Напротив, мы видим, что при сильном раздражении не только происходит немедленный ответ, но также остается добавочная энергия, которая находится в ткани в латентном состоянии и выделяется позднее в форме повторяющихся ответов.

Именно избыток латентной или *внутренней энергии* приводит к возникновению многократного ответа. Иногда мы не можем заметить предшествующее внешнее раздражение, поглощение которого пополнило запас внутренней энергии, которая дала начало ритмической активности. В этих условиях нам кажется, что пульсации являются спонтанными, или автоматическими.

В естественных условиях растение подвергается действию различных раздражений, вызываемых окружающей средой. Оно подвергается действию

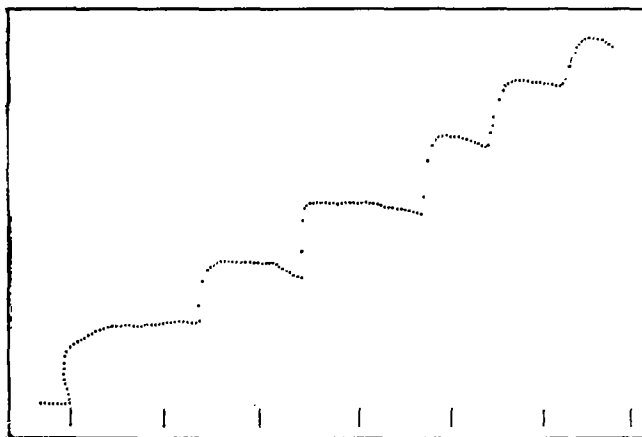


Рис. 138. Многократный ответ при действии одиночного сильного теплового удара

тепла, света, внешнему гидростатическому давлению, действию разнообразных химических агентов, присутствующих в нем или поглощаемых им. Мы видели, что каждый из этих факторов оказывает свое воздействие независимо. Энергия, накопленная в растении в результате совместного действия этих внешних источников раздражения, может стать достаточно большой, чтобы вызвать избыток возбуждения. Таким образом, можно видеть, что при совокупности действий разнообразных раздражений в растении создается избыток возбуждения, который проявится во внешнем ответе, кажущимся нам автоматическим.

Так, у *Biophytum* я получил, по-видимому, автоматические пульсации, подвергнув сильное растение воздействию благоприятных условий светового и теплового режима. В конкретном случае было найдено, что благоприятная температура равна 35° С. Когда ее понизили до 29°, пульсации прекратились.

Итак, ясно показано, что не существует четкой разграничительной линии между так называемыми многократными и автоматическими ответами. Отвечающее обычным образом растение, подобно *Biophytum*, дает однократный ответ на одиночное умеренное раздражение и многократный ответ на сильное раздражение; при очень благоприятных условиях, скажем, когда оно поглотило избыток энергии извне, растение перейдет к автоматическому ответу.

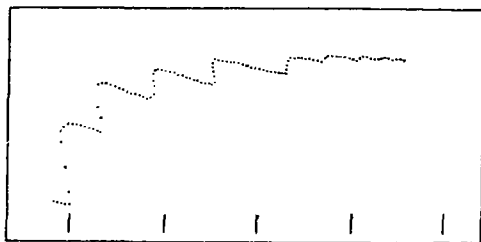


Рис. 139. Многократный ответ, вызванный сильным химическим раздражением

Наоборот, найдено, что автоматически отвечающее растение при неблагоприятных обстоятельствах переходит в состояние обычно отвечающего растения. Листовая пластинка *Desmodium gyrans* при благоприятных условиях выполняет пульсирующие движения, которые кажутся спонтанными. Но если это растение поместить в неблагоприятные условия, то его спонтанная ритмическая активность прекращается. В этом состоянии бездействия реакция листовой пластинки *Desmodium gyrans* сходна с реакцией *Biophytum*. При действии одиночного умеренного раздражения возникает однократный ответ, а при действии сильного раздражения — многократный ответ.

Таким образом, видна неразрывность многократной и автоматической ответной реакции. *Biophytum*, как и *Desmodium*, переходит в состояние бездействия при исчерпании запасов энергии. С другой стороны, пульсирующие листовые пластинки *Desmodium* могут при избытке энергии рассматриваться как эквивалент *Biophytum*.

Выводы

Найдено, что у растений одиночное, умеренное раздражение ведет к возникновению однократного электрического ответа. Напротив, сильное раздражение часто приводит к возникновению серии многократных электрических ответов.

У *Biophytum*, аналогично этому, умеренное раздражение дает начало однократному механическому ответу, а сильное раздражение — серии многократных ответов.

Эти многократные ответы вызываются различными видами сильного раздражения, такими, как индукционный удар, постоянный ток, сильный свет, тепловой удар и химическое возбуждение.

Некоторые ткани растений имеют способность удерживать избыток раздражения в скрытом состоянии и выделять его позднее в форме повторяющихся ответов.

Свойства ответа *Biophytum* подобны свойствам ответа сердечной ткани животного. Оба эти ответа характеризуются продолжительным рефрактерным периодом и ответом по принципу «все или ничего». В обоих случаях одиночное умеренное раздражение ведет к возникновению однократного ответа, а сильное раздражение дает начало многократным последовательным ответам.

Не существует резкого разграничения между явлениями многократного и автоматического ответа. При очень благоприятных условиях, когда имеет место поглощение извне избытка энергии, растение, отвечающее обычным образом, как *Biophytum*, переходит в состояние кажущегося автоматического ответа, свойственного *Desmodium*.

Наоборот, при неблагоприятных условиях, скажем, когда общая сумма энергии ниже нормы, растение, отвечающее автоматически, как *Desmodium*, перейдет к обычному ответу, свойственному *Biophytum*. Его листовые пластинки приходят в состояние бездействия.

Глава XXI

АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПУЛЬСАЦИИ У *DESMODIUM GYRANS*

Активность изолированных листовых пластинок у Desmodium — Постоянное внутреннее гидростатическое давление поддерживает однообразные пульсации — Камера для растения — Временные соотношения пульсирующих движений, полученные из точечной записи — Характеристика движений вниз и вверх — Систола и диастола — Таблица, показывающая скорости движения листовых пластинок у Desmodium в различных фазах

До сих пор мы изучали ответные движения у чувствительных растений, которые возникали только при раздражении. Теперь мы займемся рассмотрением другого класса движений, которые кажутся автоматическими, т. е. возникают без непосредственно предшествующего раздражения. У некоторых растений мы наблюдаем так называемые спонтанные движения. Как пример можно привести *Desmodium gyrans*, или «телеграфное растение».

Оно произрастает в диком состоянии в долине Ганга, его индийское название *бон чарал*, или «лесной скряга». Существует народное поверие, что оно танцует, хлопая руками. Однако для этого поверия нет оснований. Это растение из семейства мотыльковых с трехпластинчатыми листьями, из которых концевая листовая пластинка большая, а две боковые — очень маленькие (рис. 140). Каждая из них соединяется с черешком посредством листовой подушечки. Видно, что боковые листовые пластинки совершают пульсирующие движения без внешних причин. Эти движения сходны с ритмическими сокращениями сердца. Чрезвычайное сходство ритмических реакций растения и животного при различных условиях будет показано в опытах, которые я сейчас опишу.

Более того, вы увидите, что такого явления, как спонтанное движение, строго говоря, не существует ^[42]. Энергия, которая внешне проявляется при пульсирующей деятельности, берется растением как непосредственно из внешних источников, так и из ранее накопленного избытка энергии, содержащейся в ткани в скрытом состоянии. Когда этот запас исчерпывается, так называемые спонтанные движения прекращаются. В этом состоянии

бездействия можно возобновить ритмическую активность, если подействовать новым раздражением.

В неповрежденных растениях при благоприятных условиях спонтанные движения наблюдаются в течение более или менее продолжительного времени, но временами они приостанавливаются. По этой причине, а также вследствие трудности работы с целым большим растением и трудности воздействий на него различных изменяющихся условий, которые нужны для опыта, желательно экспериментировать со срезанным черешком, несущим пульсирующую листовую пластинку. Однако ампутация может повлечь за собой исчезновение пульсирующих движений. Но так же, как и в случае изолированного сердца, находящегося в состоянии покоя, я нашел, что движения листовой пластинки срезанного образца можно восстановить, приложив внутреннее гидростатическое давление. При таких условиях легко поддерживать одинаковые ритмические пульсации в течение многих часов. Это большое достоинство, поскольку даже в несрезанных образцах пульсация нерегулярна. Опять-таки на таком маленьком образце можно легко изменять условия опыта, например, изменять внутреннее гидростатическое давление и температуру, действие разных веществ, паров, газов.

После срезания черешок следует немедленно погрузить в воду, чтобы предотвратить высыхание срезанного конца. Затем он герметически укреплается в коротком открытом конце узкой U-образной трубки, заполненной водой. Для этой цели берется резиновая пробка и от окружности к центру прорезается щель. Затем черешок помещается в центр пробки, которая осторожно вставляется в более короткий открытый конец U-образной трубки. Более длинный конец трубки частично состоит из резиновых трубок. Поднимая или опуская этот более длинный конец, можно изменять гидростатическое давление, действующее на черешок. Таким способом можно также вводить внутрь химические растворы. С помощью крана можно удалить воду из трубки и открыть дорогу для определенного раствора, введенного в открытый конец трубки.

U-образная трубка (рис. 141) укрепляется с помощью шарнира на стержне, который может скользить вверх и вниз по стойке трубчатого штатива. Этот стержень можно также поворачивать внутри этого штатива и закреплять в любом желаемом положении. Таким образом, обеспечивается возможность трех различных способов установки. Во-первых, вверх и вниз; во-вторых, в боковой плоскости и, в-третьих, с помощью шарнирного

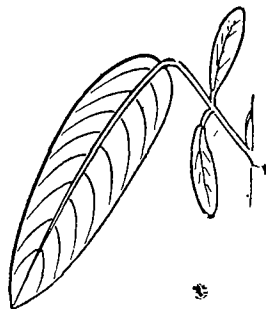


Рис. 140. Лист *Desmodium gyrans*

Две маленькие боковые листовые пластинки обнаруживают спонтанные движения

держателя образец можно наклонять. Следует помнить, что движение листовых пластинок не всегда происходит в вертикальной плоскости. Следовательно, эти механические приспособления должны позволить нам помещать

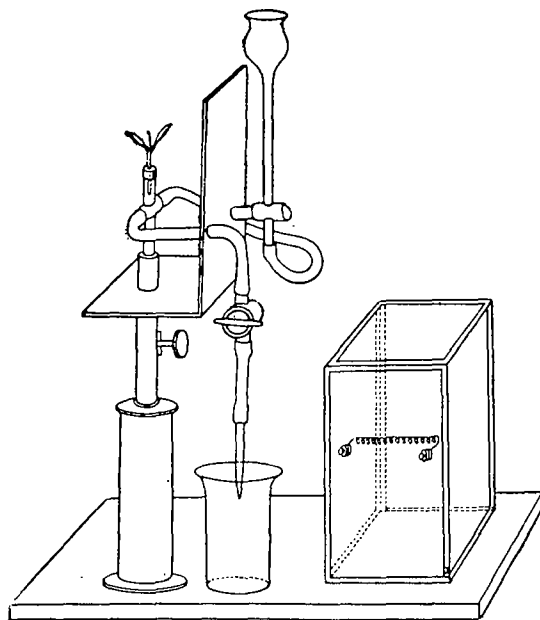


Рис. 141. U-образная трубка для листовой пластинки и камера для растения

образец под таким углом, чтобы его колебания, если они происходят по прямой, совершались в вертикальной плоскости, а если его движения эллиптические, то так, чтобы большая ось была расположена вертикально.

Чтобы закрыть растение, можно сделать легкую крышку со слюдяными окошками. С помощью электрического тока, проходящего через мельхиоровую спираль, можно нагревать внутренность камеры до любой желаемой температуры. С другой стороны, температуру в камере можно понижать, пропустив через нее ток охлажденного воздуха. Можно пропускать через камеру разные пары или газы для изучения их влияния на автоматическую пульсацию.

Плечо балансира писчика прикрепляется при помощи волокна кокона к середине листовой пластинки каплей шеллака. Поскольку натяжение, вызываемое этой листовой пластинкой, очень незначительно, писчик нужно

делать чрезвычайно легким. Если вибрация резонирующего регистратора оставляет приблизительно 10 колебаний в секунду, полученная кривая записи является непрерывной. В некоторых опытах желательно получить данные для точных измерений времени различных фазовых движений

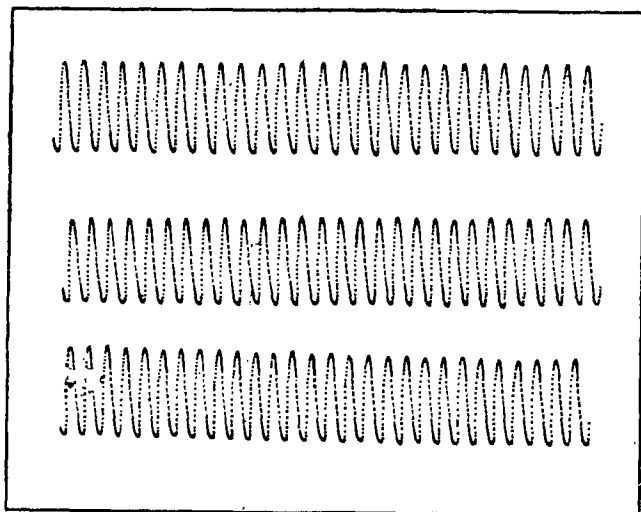


Рис. 142. Непрерывная запись пульсаций листовой пластинки *Desmodium* в течение четырех часов

Последовательность расположения записей снизу вверх

листовой пластинки. Это мне удалось сделать при использовании колеблющегося регистратора, в котором записывающая пластинка с помощью электрического мотора, снабженного эксцентриком, может выполнять движения взад и вперед. Точки, таким образом, могут отмечаться один раз в секунду или один раз в две секунды. Поскольку колеблющийся регистратор позволяет использовать для писчика легкую соломку, мы можем получить хорошее увеличение при записи. Для получения записи я использовал оба эти метода: резонантный и колебательный. При первом запись получается непрерывной, при втором — прерывистой.

Как пример чрезвычайной регулярности автоматических движений, которая может быть обеспечена на срезанных образцах, я воспроизвожу здесь непрерывную запись, продолжавшуюся четыре часа (рис. 142). Сами движения оставались неизменными более семи часов. Ширина пластинки позволяла производить запись один час двадцать минут; последовательные записи производились на одной и той же пластинке снизу вверх. Можно

видеть, насколько однообразны последовательные пульсации не только с точки зрения амплитуды, но также и периода. Лишь после того, как обеспечено такое однообразие при нормальных стандартных условиях, будут оправданы заключения экспериментатора об изменениях, вызываемых в записи сменой влияний условий, в которых проводится опыт.

Соотношения во времени пульсирующих движений листовой пластинки *Desmodium gyrans*

Движения листовой пластинки *Desmodium* вверх и вниз характеризуются определенными особенностями. В ее обычной форме движение вверх происходит сравнительно медленно и приводит к тому, что можно назвать

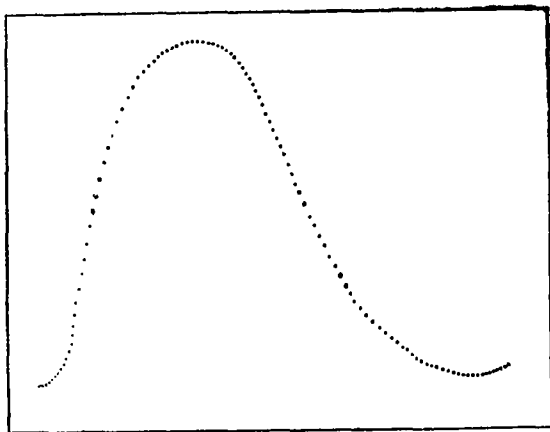


Рис. 143. Запись одиночной пульсации *Desmodium*
Увеличение в 2,5 раза. Последовательные точки отделены
интервалом в 1 сек.

паузой, наступающей в крайнем положении на определенный промежуток времени. В действительности прекращения движения не наступает, но в точке перехода, где движение вверх переходит в движение вниз и *vice versa*, скорость чрезвычайно резко снижается. По достижении крайнего верхнего положения начинается движение вниз, и оно заканчивается в гораздо более короткое время. По достижении крайнего нижнего положения снова наступает пауза, после чего цикл снова повторяется. Однако эти нормальные движения и их скорости могут претерпеть изменения под влиянием внешних условий.

Эти движения листовой пластинки *Desmodium* осуществляются, как и в случае *Mimosa*, за счет сокращения или расслабления подушечки. И в этом случае именно нижняя часть двигательного органа оказывает преобладающее действие. Теперь возникает вопрос о характеристике движений вверх и вниз: какое из них является сокращением, а какое — расслаблением. По этому вопросу имеются три различных соображения: сокращение обычно более быстрый процесс, следовательно, более быстрое движение листовой пластинки вниз можно рассматривать как результат сокращения.

Кроме того, я нашел, что при раздражении листовой пластинки, находящейся в состоянии покоя, происходит ее опускание. И, наконец, с помощью внутреннего гидростатического давления мы можем вызвать расслабление ткани. Как мы увидим в дальнейшем, оно вызывает смещение пульсирующих движений вверх. Все эти различные соображения приводят к заключению, что у *Desmodium* положение листовой пластинки вниз соответствует сокращению, а положение вверх указывает на расслабление наиболее

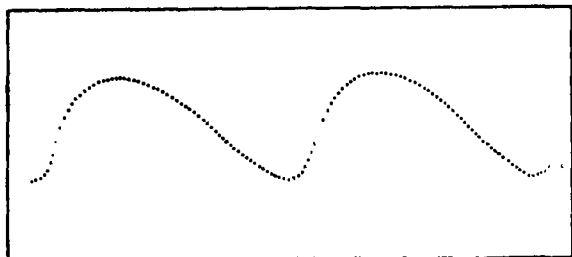


Рис. 144. Записи двух пульсаций другого экземпляра *Desmodium*

Уменьшение до $\frac{1}{3}$. Последовательные точки отделены интервалом в 2 сек.

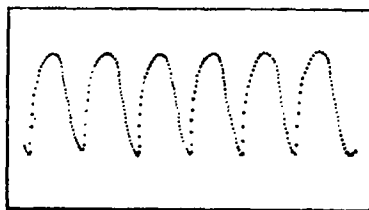


Рис. 145. Серии автоматических пульсаций у *Desmodium*

Последовательные точки отделены интервалом в 2 сек.

активной нижней половины двигательного органа. Таким образом, движения листовой пластинки вверх и вниз соответствуют диастолическим и систолическим движениям сердца животного. В записях пульсации *Desmodium* восходящий участок кривой соответствует опусканию и наоборот.

Представлялось интересным знать абсолютную скорость этих движений в различных фазах. Сами движения относительно медленны, много медленнее, чем сократительные движения у *Mimosa*. В том случае мы видели, что опускание заканчивалось приблизительно в 2, сек., но у *Desmodium* движение вниз может продолжаться целых 40 сек. Мне удалось определить различные скорости движения у *Desmodium*, заставив записывающую пластинку колебаться один раз в секунду или один раз в две секунды.

На рис. 143 дана запись одиночной пульсации, увеличенной в 2,5 раза и зарегистрированной на быстро движущейся пластинке; последовательные точки наносились с интервалами в секунду. Период полной пульсации был равен 101 сек., из которых движение вниз составляло 41 сек., а движение вверх—60 сек. Расположение последовательных точек сразу же дает наглядное представление об изменении скорости. Заметно, что листовая пластинка достигает максимальной скорости за 14 сек. своего движения вниз. Максимальная скорость движения вниз 0,9, а средняя скорость — 0,44 мм/сек. Максимальная скорость движения вверх была 0,56, а средняя скорость — 0,3 мм/сек.

На рис. 144 показана запись двух последовательных пульсаций, полученных на двух различных образцах. Амплитуда на диаграмме сокращена до двух третей, последовательные точки располагаются с интервалами в 2 сек. В табл. 1 дается подробный отчет о скоростях движения на примере двух образцов.

Таблица 1

Скорости движения в разных фазах пульсации *Desmodium*

	Образец 1	Образец 2
Движение вниз		
общий период	41 сек.	42 сек.
средняя скорость	0,44 мм/сек	0,46 мм/сек
максимальная скорость . . .	0,9 »	1,0 »
Движение вверх		
общий период	60 сек.	92 сек.
средняя скорость	0,3 мм/сек	0,21 мм/сек
максимальная скорость . . .	0,56 »	0,5 »

Я привожу другую серию записей, полученную на сильном образце и на более медленно движущейся пластинке (рис. 145). Эта запись обнаруживает чрезвычайное однообразие пульсаций. Насколько однообразны соотношения во времени, будет видно из таблицы 2, приведенной ниже, в которой помещены интервалы времени между значениями самых высоких и самых низких положений.

Таблица 2

Периоды движений вниз и вверх при пульсации *Desmodium*

№	Период движения вниз, сек.	Период движения вверх, сек.	Общий период, сек.	№	Период движения вниз, сек.	Период движения вверх, сек.	Общий период, сек.
1	32	56	88	4	36	54	90
2	32	56	88	5	32	54	86
3	34	54	88	6	32	54	86

Эти цифры типичны для движения листовой пластинки *Desmodium* в нормальных условиях лета. Зимой скорость гораздо меньше, период полной пульсации составляет 4 мин.

Различные другие факторы изменяют как амплитуду, так и частоту пульсирующего движения. Одним из факторов, вызывающих резко выраженное изменение, является воздействие температуры. Подробный разбор этого и других факторов будет изложен в следующих главах.

Выводы

Пульсирующая деятельность срезанной листовой пластинки *Desmodium gyrans* может поддерживаться однообразной в течение долгого времени, если его подвергнуть действию внутреннего гидростатического давления.

Нанесение раздражения на листовую пластинку, находящуюся в состоянии бездействия, вызывает движение вниз. Фаза движения вниз обычно проходит быстрее. Сильное расслабление при повышенном внутреннем гидростатическом давлении вызывает движение листовой пластинки вверх. Эти факты показывают, что положение листовой пластинки внизу представляет «систолическое» сокращение, положение наверху — «диастолическое» расслабление двигательного органа [43].

В типичном примере ритмической пульсации листовой пластинки *Desmodium* движение вниз заканчивается за 1 сек. Максимальная скорость движения вниз 0,9 мм/сек, средняя скорость — 0,44 мм/сек. Период движения вверх более продолжителен и составляет 60 сек.; максимальная скорость 0,56 мм/сек; средняя скорость — 0,3 мм/сек.

Глава XXII

ВЛИЯНИЕ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ, НАГРУЗКИ И ЛИГАТУРЫ НА ПУЛЬСАЦИЮ У *DESMODIUM*

Действие внутреннего гидростатического давления на пульсацию Desmodium — Вытягивание в результате расслабления листовой пластинки при увеличении давления; уменьшение степени систолического сокращения — Уменьшение периода пульсации как результат действия нагрузки — Лигатура Станниуса на бьющемся сердце — Сходное действие лигатуры на пульсацию Desmodium — Задержка пульсации при помощи надреза и восстановление ее электрическим ударом

Мы уже видели, что после приложения подходящего внутреннего гидростатического давления пульсация отдельных листовых пластинок *Desmodium* становится чрезвычайно регулярной. Иногда мы находим листовую пластинку в состоянии бездействия. В таких случаях внутреннее гидростатическое давление приводит к возобновлению пульсирующей активности.

Влияние гидростатического давления

Приложение внутреннего гидростатического давления дает нам возможность понять значение движений вверх и вниз. Такие движения могут быть результатом сокращений и расслаблений, как в пульсирующем сердце. В случае *Desmodium* мы можем вызвать расслабление искусственно, при помощи внутреннего гидростатического давления. Смещение на графике линии основания вверх или вниз будет отмечено нами как результаты расслабления. При движении вверх или вниз повышение давления облегчает движение, соответствующее расслаблению, и, наоборот, затрудняет сократительное движение.

Подвергая срезанную листовую пластинку *Desmodium* действию повышенного гидростатического давления, мы находим, что линия основания смещается вниз, что соответствует поднятию листовой пластинки. Сокращение при этом также угнетается, и мы видим, как постепенно снижается степень сокращения, в результате чего линия, соединяющая вершины последовательных пульсаций, отклоняется вниз (рис. 146).

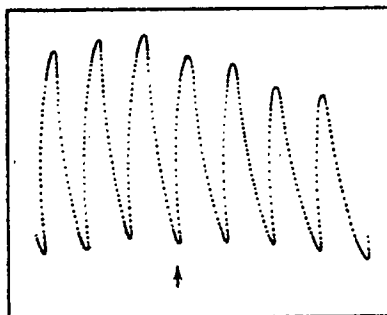


Рис. 146. Наложение повышенного внутреннего гидростатического давления в листе, указанное стрелкой

Смещение линии основания записи вниз указывает на поднятие листовой пластинки в результате расслабления. Расслабление также вызывает уменьшение степени систолического сокращения

Влияние нагрузки

Теперь мы разберем влияние нагрузки. Для этого на второе плечо балансира писчика помещались различные грузики, в результате чего листовая пластинка несколько оттягивалась вверх. Это натяжение оказывает действие, противоположное движению сокращения.

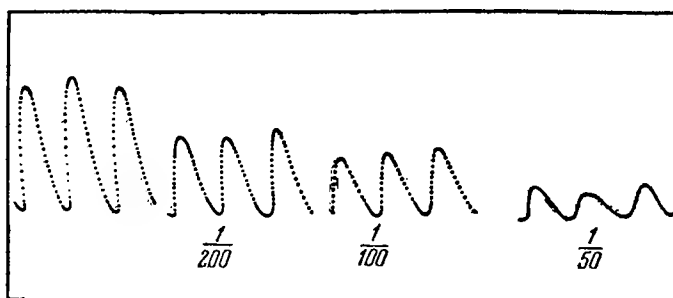


Рис. 147. Влияние увеличивающейся нагрузки в $1/200$, $1/100$ и $1/50$ г

При повышении нагрузки амплитуда пульсаций уменьшается, а период увеличивается

Я получил серию записей пульсации *Desmodium*, первая запись — без грузика, последующие — с увеличивающимися нагрузками в $1/200$, $1/100$ и $1/50$ г (рис. 147). Можно видеть, как амплитуда пульсаций прогрессивно уменьшалась. Без нагрузки амплитуда равна 19 мм, при нагрузке в $1/200$ г

она сокращалась до 11 мм, при $\frac{1}{100}$ г — до 8 мм и, наконец, при $\frac{1}{50}$ г — до 4 мм. При увеличении нагрузки до $\frac{1}{40}$ г пульсация прекращалась. Также видно, что пульсация при увеличении нагрузки становилась медленнее.

Задержка пульсации лигатурой

На сердце в результате надреза или лигатуры наблюдается очень интересное явление. Так, при наложении на сердце «лигатуры Станниуса», биения его останавливаются. Однако этот эффект подвержен изменениям в зависимости от состояния сердца. Иногда не удается вызвать остановку.

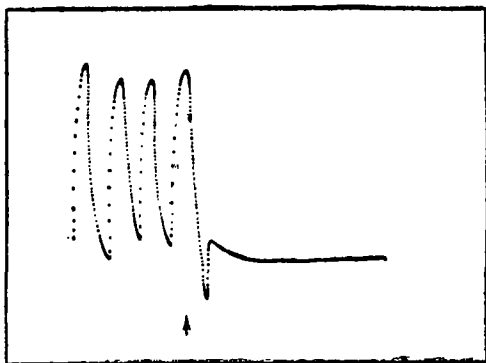


Рис. 148. Действие лигатуры, вызывающее остановку пульсации *Desmodium* в диастоле

В других случаях при наложении лигатуры наступает несколько сильных пульсаций, за которыми следует остановка. Сходные с этим явления можно вызвать также надрезом. Различные объяснения этих явлений, предлагавшиеся до сих пор, оказались неприемлемыми по той или другой причине.

Наблюдая замечательный параллелизм пульсаций ткани сердца и листовых пластинок *Desmodium*, мне было очень любопытно узнать, существует ли сходство и в их реакциях на «лигатуру Станниуса». Для меня было большим сюрпризом то, что при надрезе или наложении лигатуры на черешок листовой пластинки примерно в 3 мм от пульсирующей подушечки обнаруживались те же характерные особенности, что и при деятельности сердца.

Наиболее удобно наложить лигатуру, предварительно укрепив черешок в очень маленьком зажиме. Сначала записывается нормальная пульсация. Через некоторое время зажим внезапно сокращали. Это вызывало остановку пульсации либо сразу, либо после одного или двух сильных сок-

ращений. Подобные эффекты можно получить также при надрезе, если листовая пластинка укреплена соответствующим образом. Отчасти эти результаты зависят от состояния образца. Обычно чем ближе к подушечке делается надрез или накладывается лигатура, тем более эффективное действие они оказывают.

На рис. 148 видна остановка, вызванная лигатурой: очень примечательно, что здесь, как и в случае пульсирующего сердца, задержка пульсации лигатурой происходит в диастоле.

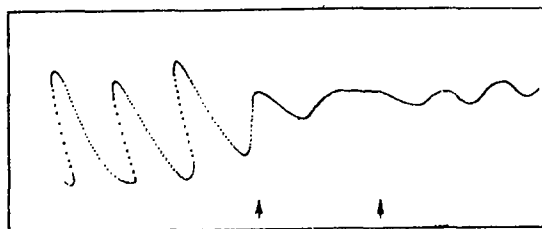


Рис. 149. Задержка пульсации *Desmodium* при надрезе, нанесенном в момент, отмеченный первой стрелкой. Пульсация возобновляется электрическим ударом, нанесенным в момент, отмеченный второй стрелкой

На рис. 149 видна остановка, вызванная надрезом. Возобновить пульсацию в это время можно индукционным ударом. Остановку и возобновление пульсации хорошо видно на записи.

Далее возникает вопрос, как объяснить причину задержки? Вероятное объяснение может основываться на том, что надрез или внезапная лигатура являются сильными раздражителями, которые оказывают не мгновенное, а более длительное действие. Кроме этого, мы должны предположить, что эти сильные раздражения могут проводиться по черешочку. Мы видели, что лист *Mimosa* при длительном раздражении после первоначального возбуждения и сокращения переходит в расслабленное состояние, указывающее на перераздражение и утомление. По истечении требуемого времени лист восстанавливает свою чувствительность. В случае листовой пластинки *Desmodium* сходный эффект мог бы вызываться проведением сильного возбуждения от раздраженного надрезанного или перетянутого конца. Вопрос о действии лигатуры, по общему мнению, является очень сложным даже для случая сердечной ткани. Предлагаемое здесь объяснение в приложении к листовой пластинке *Desmodium* можно считать подходящим и более или менее основанным на опытных данных. Такое объяснение предполагает, что черешочек имеет проводящую ткань, по которой может передаваться возбуждение. В любом случае вопрос о способности черешочка проводить

возбуждение на расстоянии и затем вызывать изменения пульсирующей активности листовой пластинки имеет очень большое значение. Этот вопрос будет разобран в следующей главе.

Выводы

Увеличенное гидростатическое давление вызывает расслабление или выпрямление листовой пластинки *Desmodium gyrans*. Вызванное расслабление вызывает уменьшение степени систолического сокращения.

Увеличивающаяся нагрузка вызывает уменьшение амплитуды и удлинение периода пульсации. Нагрузка в $\frac{1}{40}$ г достаточна для того, чтобы остановить пульсацию.

Лигатура, наложенная в 3 мм от двигательного органа, задерживает пульсацию листовой пластинки *Desmodium* в диастоле. Это соответствует действию «лигатуры Станниуса» на сердце.

Надрез также останавливает пульсацию *Desmodium*. После остановки пульсацию иногда можно возобновить под влиянием электрического удара.

Глава XXIII

ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ НА ЛИСТОВУЮ ПЛАСТИНКУ *DESMODIUM*, НАХОДЯЩУЮСЯ В СОСТОЯНИИ БЕЗДЕЙСТВИЯ

Состояние бездействия, вызванное истощением энергии — Возобновление пульсации при световом раздражении — Ответ на раздражение индукционным ударом — Многократный ответ при тетанизации — Определение латентного периода и времени, необходимого для достижения максимума ответа — Рефрактерный период — Действие раздражения на листовую пластинку, находящуюся в субтоническом состоянии — Влияние изоляции на ритмическую активность — Постепенная задержка пульсации в результате истощения запасов энергии — Влияние свежего пополнения энергии

Листовые пластинки *Desmodium* при благоприятных условиях среды обладают более или менее постоянной ритмической активностью. Однако эта активность прекращается при менее благоприятных условиях. Задержка ее может быть вызвана любым из двух факторов. Первый из них связан с истощением запасов энергии, без которой пульсация не может продолжаться; второй связан с потерей подвижности подушечки, зависящей от возраста или от других каких-то влияний. В случае *Biophytum* старая листовая пластинка может также становиться совершенно нечувствительной, тогда как растение в целом сохраняет чувствительность.

Возобновление пульсирующей активности при действии раздражителя

В тех случаях, когда задержка вызвана истощением энергии, пульсацию листовой пластинки *Desmodium* можно возобновить наложением соответствующего раздражителя. На следующей записи можно видеть действие светового раздражения (рис. 150). Чрезвычайно пониженный тонус листовой пластинки привел ее в состояние бездействия. Покоящаяся листовая пластинка затем подверглась длительному воздействию света от лампы Нернста. Можно заметить, что при поглощении световой энергии листовая пластинка восстанавливает свою так называемую спонтанную активность.

Здесь нужно напомнить, что эффект, вызванный раздражением определенной величины, можно изменить, варьируя тоническое состояние растения. У субтонического растения с листовой пластинкой, находящейся в

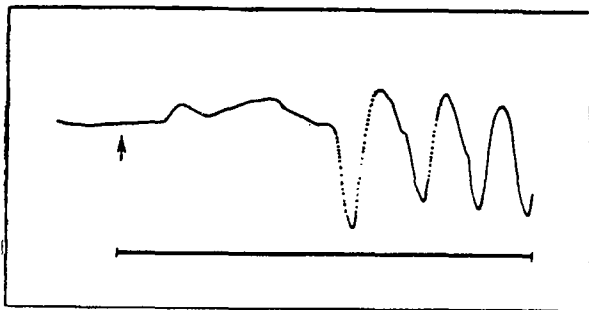


Рис. 150. Влияние света на возобновление пульсации листовой пластинки у *Desmodium*, находившейся в состоянии бездействия

Действие света началось в точке, указанной стрелкой, и продолжалось после этого

состоянии бездействия, влияние раздражителя должно возобновить пульсирующую активность. У другого образца, с ослабленной ритмической активностью, наложение раздражителя увеличивает амплитуду пульсации. Если листовая пластинка была в энергичном состоянии, то чрезмерное раздражение ведет к утомлению, вследствие которого либо пульсация становится нерегулярной, либо уменьшается амплитуда. Эти разные явления были обнаружены не только при действии светового раздражителя, но, как мы увидим, также и при действии электрического раздражителя.

Действие электрического раздражителя

Листовая пластинка *Desmodium*, находящаяся в состоянии бездействия, может возобновить свою активность и при другом способе раздражения, таком, как индукционный удар. Это можно видеть на следующей записи (рис. 151). Листовая пластинка имела очень пониженный тонус и находилась в состоянии бездействия. Видно, что одиночное электрическое раздражение средней силы ведет к одиночной ответной пульсации. Повторение того же раздражения вызывает еще один ответ.

В другом примере листовая пластинка в состоянии бездействия непосредственно раздражалась тетанизирующими электрическими ударами ко-

роткой продолжительности. Видно (рис. 152), что приложение раздражений средней силы ведет к возобновлению пульсации, которая сохраняется в течение некоторого времени даже по прекращении раздражения.

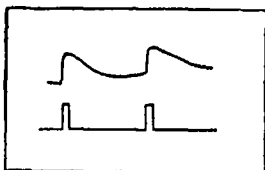


Рис. 151. Ответ листовой пластинки у *Desmodium* в состоянии бездействия
Однократный ответ на однократное раздражение

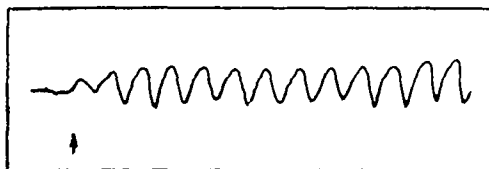


Рис. 152. Многократный ответ при умеренной тетанизации листовой пластинки, первоначально находившейся в состоянии бездействия

Латентный период

Итак, поскольку мы обнаружили, что листовая пластинка в состоянии бездействия может давать ответ на мгновенное раздражение, то это дает возможность определить латентный период. Мы видели, что латентный период ритмической сердечной ткани, вообще говоря, продолжительнее латентного периода обычной скелетной ткани. У растений для однократно отвечающей *Mimosa* средняя величина латентного периода равна 0,1 сек., а для многократно отвечающего *Biophytum* — 0,4 сек. Латентный период двигательной листовой пластинки *Desmodium* того же порядка. Он варьирует от 0,4 до 0,5 сек.

Время, необходимое для достижения максимального ответа

Для того чтобы детально изучить временные отношения, мы использовали быстро передвигающуюся пластинку для записи ответной реакции листовой пластинки *Desmodium*, изначально находящейся в состоянии покоя и переходящей в активное состояние при индукционном ударе. Частота колебаний записывающей пластинки равнялась одному колебанию в секунду, так что последовательные точки наносились с интервалом в 1 сек. Целый ответ, состоящий из сократительного движения вниз и соответствующего восстановления, заканчивался в течение 2 мин. 45 сек. Листовая пластинка достигала своего максимального опускания или сокращения через 45 сек. после нанесения раздражения. Вершина кривой ответа, как мы видим, довольно плоская, что указывает на удерживающееся сокращение,

после которого начинается медленное восстановление. Период расслабления гораздо длиннее, он равен 120 сек. Запись на рис. 153 показывает восстановление, которое закончилось не полностью.

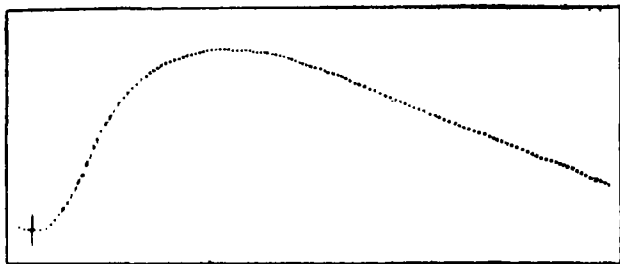


Рис. 153. Ответ *Desmodium*, находившегося до этого в состоянии бездействия

Последовательные точки отмечают интервалы в 1 сек.

Разбирая этот типичный случай, мы обнаружили, что у *Desmodium*:

- 1) латентный период составляет 0,5 сек.;
- 2) время, необходимое для достижения максимального ответа, равно 45 сек.;
- 3) период расслабления равен 120 сек.

Рефрактерный период

Замечательным свойством ритмической сердечной ткани животных является продолжительный рефрактерный период. Оказалось, что имеется минимальный интервал покоя, уменьшение которого ведет к такой потере возбудимости, при которой уничтожается ответ. Этот минимальный интервал называется рефрактерным периодом, в этот короткий промежуток ткань не воспринимает раздражения, т. е. она рефрактерна. В сердечной мышце рефрактерный период продолжается в течение всей фазы сокращения.

В этом отношении при ответе листовой пластинки *Desmodium* мы обнаруживаем поразительное сходство, заключающееся в наличии рефрактерного периода. Это видно на рис. 154, листовая пластинка в состоянии покоя была подвергнута действию двух последовательных индукционных ударов. На нижней из двух записей видно, что после ответного движения, вызванного первым раздражением, через 45 сек. прикладывалось второе. Однако листовая пластинка не принимала его в расчет, ответа не наблюдается. Рефрактерный период в этом случае был длиннее, чем 45 сек. После подходящего интервала та же самая листовая пластинка подвергалась действию двух последовательных раздражений, на этот раз через промежуток в

90 сек. На верхней записи видно, что второе раздражение эффективно, так как оно нанесено вне рефрактерного периода.

В предыдущей главе я утверждал, что, строго говоря, не существует такого явления, как спонтанное движение, и что энергия, которая находит внешнее выражение в пульсирующей активности растения, в действительности происходит из внешних источников. Итак, раздражение, посланное внешней средой, скрывается растительной тканью, чтобы позже превратиться в ритмические пульсации. Для экспериментальной демонстрации этой теории мы можем провести следующие наблюдения.

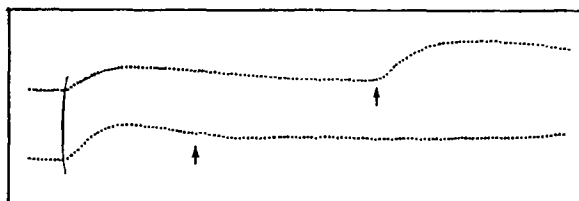


Рис. 154. Запись, показывающая рефрактерный период у *Desmodium*

На нижней записи видно, что второе раздражение, нанесенное через 45 сек., оказалось неэффективным, так как оно попало в рефрактерный период. На верхней записи — второе раздражение, нанесенное через 90 сек., оказалось эффективным

1. Действие раздражения на пульсирующую активность образца, находящегося в умеренном субтоническом состоянии.

2. Действие раздражения на листовую пластинку, находящуюся в состоянии покоя. Возобновление пульсации при поглощении энергии уже было показано в записях, данных на рис. 150, 151, 152 и 153.

3. Наблюдения по влиянию на пульсацию листовой пластинки постепенного истощения энергии.

4. Действие нового раздражения на образец, у которого запасы энергии были уже истощены.

Действие раздражения на субтонический образец

Мы взяли образец, у которого пульсирующая активность была средней или слабой, и подвергли его раздражению. Если ритмическая активность есть результат или последствие раздражения, предварительно воспринятого растением, то можно предположить, что при очень большом добавлении энергии наступит мощная пульсация.

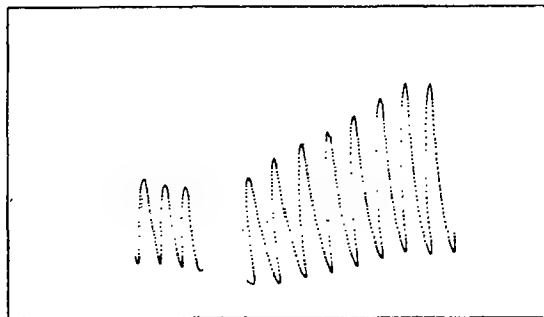


Рис. 155. Последствие раздражения на пульсацию листовой пластинки *Desmodium*, находящейся в субтоническом состоянии

Этот вывод полностью подтверждается в записи, представленной на рис. 155. Образец содержался в темноте, и, как видно из первой части записи, пульсация его была умеренной, затем в течение получаса листовую пластинку подвергали световому раздражению от электрической лампы Нернста. После некоторого интервала на записи видно заметное увеличение амплитуды пульсации.

Влияние постепенного истощения энергии

После того, как мы наблюдали эффект добавления энергии, еще более интересно проследить эффект обратного процесса, а именно: постепенного истощения энергии. До сих пор я имел дело с образцами, находящимися в состоянии покоя. Так как подробная предыстория образца не известна, то в нашем распоряжении не было никакой определенной информации относительно причины остановки пульсации, за исключением очень естественного вывода о том, что она могла происходить вследствие истощения энергии.

Для того чтобы подтвердить этот вывод, я стал намеренно изолировать активный образец от всех внешних источников энергии, чтобы проследить результат постепенного истощения ранее накопленной энергии. Срезанное растение укреплялось обычным образом и помещалось в темную комнату, и все время велась непрерывная запись его пульсации.

Полученные в таких условиях серии записей показали, что постоянство ритмической активности зависит от силы образца, или иначе от запасов энергии в ткани. Итак, у сильных образцов постоянство активности сохранялось в течение более 20 час.; в течение 12 час. эта пульсация очень однотипна, но затем амплитуда начинает уменьшаться, а на 21-м часу ритмические биения останавливались.

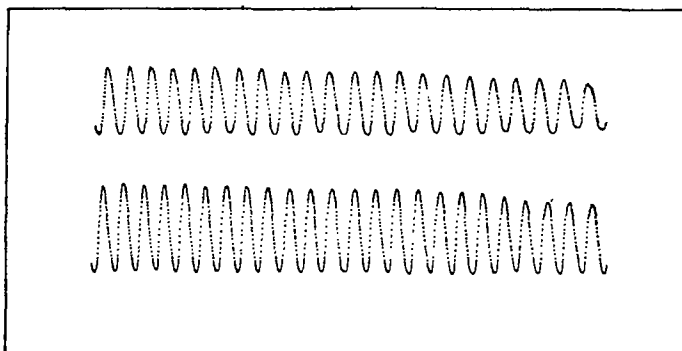


Рис. 156. Влияние истощения энергии на пульсацию изолированного листа *Desmodium gyrans*

У другого, менее сильного образца пульсации при изоляции прекращались к девятому часу. Продолжительная запись, от третьего до шестого часа, дана на рис. 142. Записи следует читать снизу вверх, каждая длилась

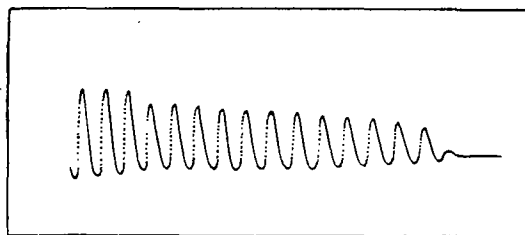


Рис. 157. Постепенное прекращение пульсации изолированной листовой пластинки *Desmodium*

в течение 1 часа 20 мин. Видно, что амплитуда практически остается постоянной; период пульсаций в первых двух сериях также постоянен, будучи равен 27 пульсаций в каждые 80 мин. Однако в третьей серии этот период слегка удлиняется—26 пульсаций за то же время. Запись длилась в течение седьмого, восьмого и части девятого часа (рис. 156). В этих двух сериях оказалось, что влияние истощения запасенной энергии выявлялось в регулярном уменьшении амплитуды и удлинении периода. Так, в нижней, или ранней серии было 23 пульсации в течение 80 мин. вместо 27, которые были вначале. Период еще более удлиняется в последующих сериях, где мы

имеем только 20 пульсаций. Пульсирующая активность этого образца полностью прекращается к концу девятого часа.

У другого образца, менее сильного, прекращение пульсаций наступило на седьмом часу. Я привожу запись седьмого часа (рис. 157), которая очень интересно показывает процесс задержки пульсаций.

Возобновление пульсации при свежем раздражении

Мы видим, что задержка пульсации здесь наступает не вследствие гибели или уменьшения чувствительности, а просто как следствие истощения запасов энергии. Я сейчас покажу, что активность листовой пластинки в

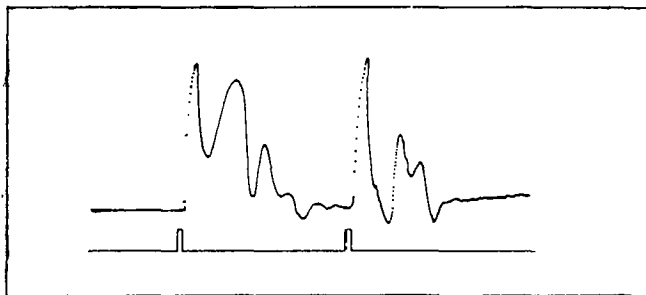


Рис. 158. Влияние раздражения на возобновление пульсации *Desmodium*, находившегося до этого в состоянии бездействия в результате истощения энергии

Хорошо видны две серии многократных ответов на раздражение светом в течение 2 сек.

этом случае можно восстановить действием внешнего раздражителя. Прежде чем описывать опыты, хорошо бы попытаться предсказать изменение результатов, вызванное разным уменьшением запасов энергии. Очевидно, что размер истощения будет зависеть от длительности времени, в течение которого растение было изолировано от внешнего поступления энергии. В момент задержки пульсаций растение еще имеет некоторый резерв, но этого недостаточно, чтобы создать избыток энергии. В этом состоянии даже очень непродолжительное раздражение, вероятно, вызовет многократный ответ. Если после задержки пульсации пройдет много времени, то уровень запаса энергии будет немного снижен. Теперь эффективным будет более сильное или более длительное раздражение, а ответ, вероятно, скорее будет одиночным, чем многократным. И, наконец, если после прекращения пульсации пройдет очень много времени, то жизнеспособность растения будет обнаруживать такие отклонения, какие мы находим при состоянии смерти.

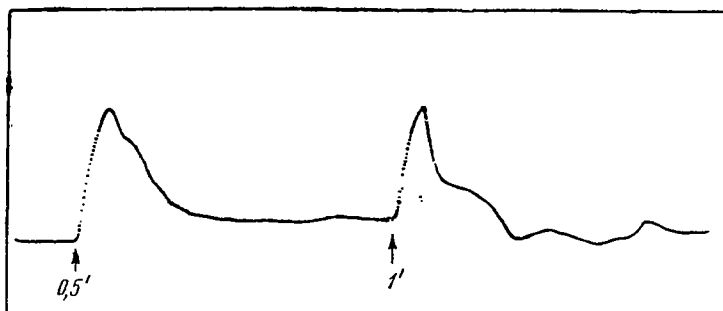


Рис. 159. Ответ листовой пластинки *Desmodium*, находящейся в состоянии бездействия, на световое раздражение продолжительностью в 0,5 и 1 мин.

Итак, повторим: влияние нового раздражения на листовую пластинку, находящуюся в состоянии бездействия при изоляции, изменится в соответствии с периодом, который прошел после прекращения пульсации. Раздражение, нанесенное через короткое время с момента остановки, вызовет многократный ответ. Если проходит большой отрезок времени, то раздражение будет гораздо менее эффективным. После очень большого интервала,

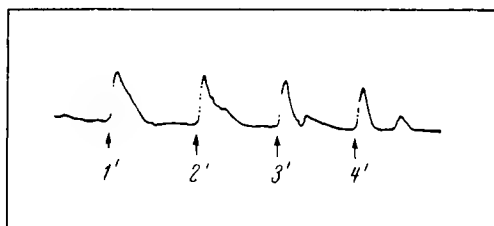


Рис. 160. Ответ угнетенного растения *Desmodium* на световой раздражитель, наложенный соответственно в течение 1, 2, 3 и 4 мин.

который является критическим, даже очень сильное раздражение не вызовет никакого ответа.

Эти теоретические заключения будут подтверждены в следующих сериях записей. На рис. 158 показано наложение светового раздражения продолжительностью в 2 сек. после получасовой остановки пульсации листовой пластинки. Наблюдается многократный ответ на очень непродолжительное раздражение. Раздражение наносилось еще раз, и был получен сходный результат.

На следующей серии записей раздражения накладывались на растение, которое находилось в состоянии бездействия в течение пяти часов. Запас энергии в этом случае претерпел значительное уменьшение. Световое раздражение продолжительностью в 2 сек. оказалось неэффективным. Только после наложения раздражения в течение полминуты наблюдался ответ (рис. 159). Ответ был одиночный вместо многократного, который имел место в предыдущем случае. Было нанесено второе раздражение продолжительностью в 1 мин. Ответ складывался из одной большой пульсации, за которой следовали две маленьких.

Далее я приведу другую серию записей, которая была получена у растения, находившегося в состоянии покоя в течение семи часов. Световое раздражение соответственно накладывалось в течение 1, 2, 3 и 4 мин. (рис. 160). Общий результат отчасти сходен с тем, что наблюдалось в предыдущей записи. Но имеются и заметные различия, в первую очередь наблюдалась уменьшенная амплитуда ответа и уменьшение последовательных ответов. Растение было близко к критическому состоянию гибели, и через некоторое время произошло исчезновение всех ответов. У других образцов было найдено, что критический период резко увеличивается, если состояние бездействия продолжается девять или десять часов. В этих случаях раздражители были полностью неспособны вызвать ответ.

Выводы

Листовая пластинка *Desmodium* приходит в состояние бездействия по израсходованию своих запасов энергии.

Пульсация может быть возобновлена действием разных раздражителей таких, как свет или индукционный удар.

В состоянии покоя листовая пластинка *Desmodium* дает однократный ответ на одиночное раздражение индукционным ударом умеренной силы. В типичном случае латентный период равен 0,4 сек.; время, необходимое для достижения максимума, равно 45 сек., а период расслабления занимает 120 сек. Кривая ответа имеет плоскую вершину.

Ответ *Desmodium*, подобно ответу ткани сердца, характеризуется длинным рефрактерным периодом.

Ритмическая активность листовой пластинки *Desmodium* заканчивается при израсходовании запаса энергии. Листовая пластинка, изолированная от внешних источников раздражения, приходит, таким образом, в состояние бездействия.

В этом состоянии ответ наступает при новом раздражении. Если расход энергии не был чрезмерным, то умеренное раздражение приводит к возникновению многократных ответов. Однако при увеличенном расходе даже очень сильное раздражение вызывает только одиночный ответ.

Глава XXIV

ВЛИЯНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО РАЗДРАЖЕНИЯ НА ПУЛЬСАЦИЮ У *DESMODIUM GYRANS*

Действие электрического удара на листовую пластинку Desmodium — Неспособность к тетанусу — Внеочередная пульсация, вызванная электрическим ударом — Относительная эффективность электрического раздражения в фазу диастолы — Эффект проведения возбуждения при нормальной пульсации сердца и пульсации листовой пластинки Desmodium — Ускоряющее и тормозящее действие

В предыдущей главе мы изучали действие электрического удара на листовую пластинку *Desmodium*, находящуюся в состоянии бездействия. Теперь мы рассмотрим влияние индукционного удара на пульсирующую листовую пластинку.

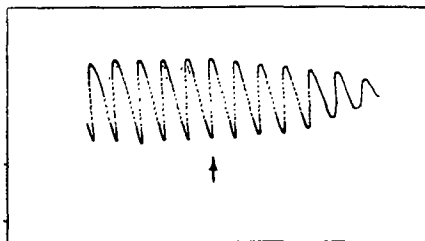


Рис. 161. Нанесение сильного тетанизирующего удара — отмечено стрелкой — вызывает уменьшение амплитуды пульсации

Известно, что сердечная ткань не способна впадать в состояние тетануса. Это также относится и к ритмической ткани *Desmodium*. При тетанизирующих ударах не наступает длительного сокращения. При очень слабых раздражениях амплитуда пульсации в некоторых случаях может увеличиться. При чрезмерной тетанизации природная пульсация^[44], вообще говоря, становится нерегулярной, а амплитуда ее уменьшается (рис. 161).

Внеочередная пульсация, вызванная индукционным ударом

Для сердечной ткани известно, что возбудимость является наименьшей в начале систолы сердца. Если в этот период приложить умеренное раздражение, то эффект едва вызывается. Однако во время диастолы возбудимость относительно велика. Следовательно, если в течение диастолы нанести раздражение, то последует внеочередное сокращение.

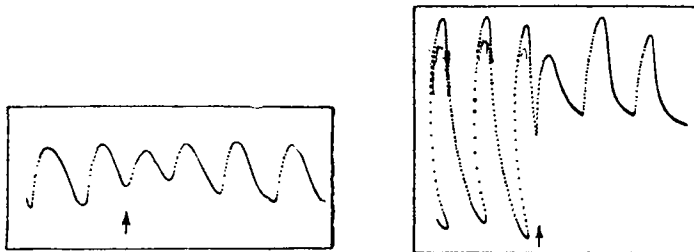


Рис. 162, 163. Внеочередная пульсация, вызванная индукционным ударом, нанесенным в фазу диастолы

Теперь вернемся к *Desmodium*; и здесь я обнаружил подобные свойства. Нанесение раздражения в начале сократительного движения, которое соответствует систоле, почти или совсем не вызывает эффекта. Но в течение расслабления, которое соответствует диастоле, нанесение индукционного удара вызывает задержку расслабления и ведет к внеочередной или интерполированной пульсации. Я представлю две записи из большого числа, полученных от двух разных образцов. В обоих случаях мгновенный электрический удар наносится в середине фазы диастолы. На рис. 162, 163 ясно видна задержка расслабления и возвращение к противоположной фазе, к сокращению, к возникновению внеочередного импульса.

Действие проведения возбуждения на пульсацию *Desmodium*

При возбуждении нерва, идущего к сердцу, можно получить два противоположных эффекта. В одном случае происходит уменьшение амплитуды пульсации; в другом — увеличение. Предполагают, что нерв содержит два разных типа волокон, ускоряющих и тормозящих. Для низкоорганизованных животных, таких, как черепаха, они были изолированы Гаскеллом. Но у млекопитающих в стволе блуждающего нерва нельзя различить ускоряющие волокна. Вообще говоря, обнаружено, что на сильно бьющемся сердце

раздражение блуждающего нерва вызывает торможение, тогда как на слабом сердце то же самое раздражение вызывает ускорение.

Если мы возвратимся к пульсации подушечки *Desmodium*, то перед нами возникнет вопрос, может ли орган, находящийся в связи с каким-либо проводящим каналом, возбуждаться благодаря проведению к нему возбуждения, возникшего на расстоянии. Наличие такого проведения, если оно

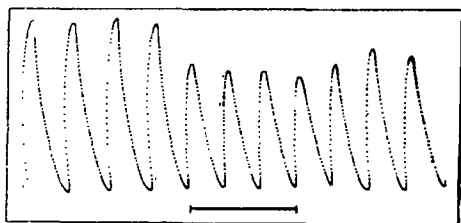


Рис. 164. Тормозящее воздействие проводимого возбуждения на пульсацию сильной листовой пластинки *Desmodium*

Линия [внизу] указывает продолжительность проводимого возбуждения; видно постепенное восстановление от тормозящего эффекта при снятии раздражения

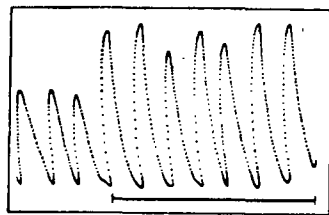


Рис. 165. Увеличение пульсации, вызванное проводимым возбуждением у менее сильного образца *Desmodium*

существует, могло бы быть проверено по изменяющемуся влиянию на нормальную пульсацию. Чтобы подвергнуть этот вопрос проверке опытом, я использовал удобное подведение тока — один контакт располагался на черешочке в 5 мм от сократительной подушечки, а другой еще ниже на черешке. Вначале были получены нормальные ответы, после чего наносилось не прямое раздражение тетанизирующими электрическими ударами умеренной силы. Первый образец был очень сильным, это видно по амплитуде его пульсаций (рис. 164). Можно заметить, что раздражение, накладываемое на расстоянии, проводилось и вызывало тормозной эффект, который проявлялся в уменьшении амплитуды нормальной пульсации. По прекращении возбуждения пульсации постепенно возвращались к нормальной амплитуде. Этот тормозной эффект наблюдался очень часто, и поэтому его можно рассматривать как типичный. Иногда, как исключение, встречался обратный эффект — увеличение, это видно из следующей записи (рис. 165). Этот образец был менее сильным, что можно видеть по меньшей амплитуде его нормальных пульсаций. Изменение в обоих случаях было одинаковым. После того, как записана нормальная пульсация, как и в предыдущем случае, наносилось не прямое раздражение умеренной силы. Отмечено, что в результате раздражения появляется заметное увеличение амплитуды

пульсации. Даже при значительном увеличении силы раздражения это увеличение упорно держится.

Таким образом, показано, что существует заметный параллелизм между свойствами ответной реакции ритмических тканей животных и растений. Это проявляется в их неспособности к тетанусу, в их длительном рефрактерном периоде, во внеочередной пульсации, вызванной электрическим ударом в фазу диастолы, в проведении возбуждения, вызывающего в разных обстоятельствах либо торможение, либо ускорение. Сходные явления были обнаружены при действии температуры и ядов на пульсирующую активность животной и растительной тканей.

Выводы

Ритмическая ткань *Desmodium* так же, как и ритмическая ткань сердца, не способна к тетанусу.

Пульсирующая листовая пластинка *Desmodium*, подобно пульсирующему сердцу, наиболее чувствительна к возбуждению в момент диастолы, а не в момент систолы. Электрический удар, нанесенный в течение диастолы, вызывает внеочередную пульсацию.

Проведение возбуждения сходным образом действует на нормальную пульсацию ритмической ткани как животных, так и растений. При некоторых обстоятельствах это воздействие вызывает торможение, при других — ускорение.

Глава XXV

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РИТМИЧЕСКУЮ ПУЛЬСАЦИЮ У *DESMODIUM GYRANS*

Действие низкой температуры на ритмическую пульсацию сердечной ткани — Сходное действие на пульсацию у Desmodium — Увеличение систолического предела во время охлаждения — Минимальная температура, необходимая для задержки пульсации — Задержка охлаждением с последующим оживлением при нагревании — Увеличение диастолического предела во время нагревания — Влияние повышения температуры на пульсацию сердца лягушки — Сходное влияние на пульсацию у Desmodium — Действие повышения температуры и возвращения к нормальной температуре — Уменьшение систолического сокращения при повышении температуры — Увеличение систолического сокращения при снижении температуры — Постоянная задержка, вызванная тепловыми повреждениями

В наших исследованиях пульсации у *Desmodium* мы обнаружили удивительное сходство между ритмической активностью растительной и животной тканей. В настоящей главе мы детально изучим воздействия температуры на изменение амплитуды и периода спонтанных движений.

Я уже описывал термическую камеру, с помощью которой можно регулировать температуру, окружающую растение. Как мы уже видели, температуру можно повысить до любого градуса, с помощью нагревательной цепи, состоящей из мельхиоровой спирали.

Понижение температуры достигается вследствие тока холодного воздуха через камеру, в которой находится растение.

Действие понижения температуры

На ритмически пульсирующем сердце лягушки было обнаружено, что изменение температуры ведет к изменению периода и амплитуды пульсации. Низкая температура вызывает удлинение периода и увеличение амплитуды. Это видно из следующей записи (рис. 166): нормальная пульсация изменяется при снижении температуры на несколько градусов.

Следующий опыт, выполненный на листовой пластинке *Desmodium*, демонстрирует точно такое же действие пониженной температуры. Температура

комнаты во время опыта была 30°C . Запись трех пульсаций сделана при этой нормальной температуре. Затем образец постепенно охлаждался пропусканием через камеру струи холодного воздуха. Запись велась постоянно. Последовательные точки наносились с интервалом в 2 сек. Следовательно, можно было точно определить период целой пульсации.

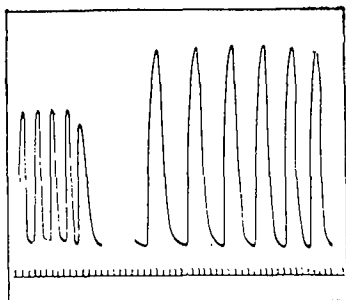


Рис. 166. Влияние низкой температуры на сердце лягушки: увеличение амплитуды и уменьшение частоты пульсации

Серия ответов слева соответствует нормальной пульсации при комнатной температуре, серия справа получена при низкой температуре (по Броди)

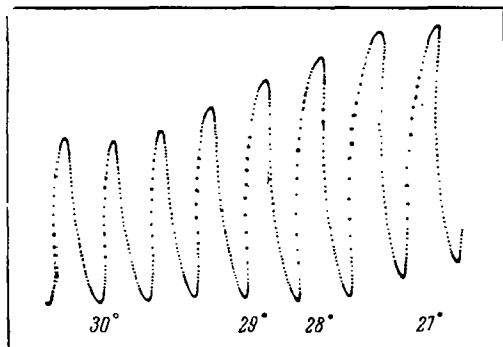


Рис. 167. Влияние понижения температуры на амплитуду и частоту пульсации *Desmodium*. Линия основания на графике отклоняется вверх, что указывает на опускание листовой пластинки при охлаждении; также наблюдается увеличение систолического сокращения

На рис. 167 видно, что при 30°C период одной пульсации равен 80 сек., амплитуда — 25 мм. При снижении температуры до 29° период растягивался до 88 сек., амплитуда увеличивалась до 30 мм. При 28° период продлевался до 96 сек., амплитуда увеличивалась до 35 мм. И, наконец, при 27° наблюдали дальнейшее удлинение периода до 110 сек., амплитуда пульсаций также увеличивалась до 40 мм.

В дополнение к изменению периода и амплитуды пульсаций имеется другой видимый эффект, вызванный изменением температуры. Мы видели, что у *Mimosa* понижение температуры вызывает опускание листа, а повышение температуры — поднятие листа. Подобный эффект наблюдается и в листовой пластинке *Desmodium*. Итак, в результате охлаждения происходит небольшое падение листа, вследствие чего линия основания графика смещается вверх. Более сильный эффект вызывает увеличение степени сокращения; при этом увеличивается систолический предел. Это четко видно в серии записей на рис. 167.

Ритмическая пульсация сердечной ткани задерживается, если ее подвергнут действию определенной низкой температуры. Подобно этому пульсация *Desmodium gyrans* задерживается при действии достаточно низкой температуры. Критическая точка несколько смещается в зависимости от тонического состояния образца. Если растение сильное, то задержка имеет место при такой низкой температуре, как 17° С.

Некоторые интересные наблюдения имеются в связи с задержкой, вызванной охлаждением. Здесь представлены две серии записей, в которых зафиксирована быстро наступающая задержка при наложении холодной воды на подушечку. После этого листовая пластинка возвращалась к комнатной температуре, вместе с чем восстанавливалась и пульсирующая активность. На

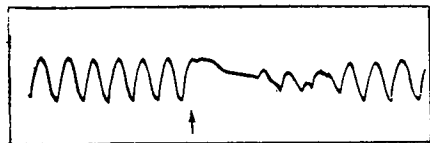


Рис. 168. Влияние быстрого охлаждения ледяной водой в момент, отмеченный стрелкой

Обратите внимание на задержку в систоле и постепенное восстановление при нагревании. Наблюдается ступенчатое увеличение пульсации

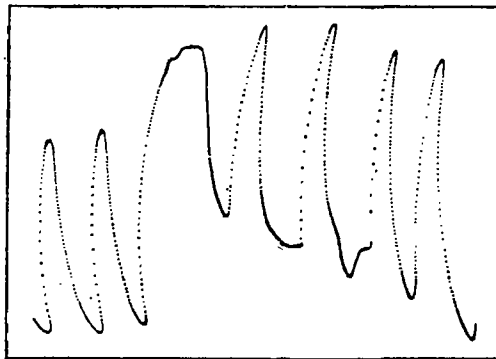


Рис. 169. Увеличенная запись задержки пульсации при охлаждении и последующего восстановления при нагревании, полученная от другого растения

Диастола при нагревании растянута

рис. 168 видно, что вначале весь процесс задерживался, а затем постепенно восстанавливался. Обратите внимание на то, что внезапное охлаждение задерживает пульсацию в систоле, которая затем постепенно восстанавливается при нагревании.

Лучше всего это видно на рис. 169, где дана увеличенная запись задержки, вызванной холодом, и последующего восстановления пульсации при возвращении к комнатной температуре. После второй пульсации накладывалась ледяная вода. При этом ясно видна задержка систолического сокращения. Поскольку температура поднималась, наступало увеличенное расслабление, вследствие которого сильно затягивалась фаза диастолы. Таким образом, влияние охлаждения вызывает увеличение силы сокращения и уменьшение силы расслабления; влияние нагревания противоположно.

Действие повышения температуры

Мы видим, что в ритмической животной и растительной тканях при снижении температуры наступало увеличение периода и амплитуды пульсации. При подъеме температуры происходит обратное. На рис. 170 показано

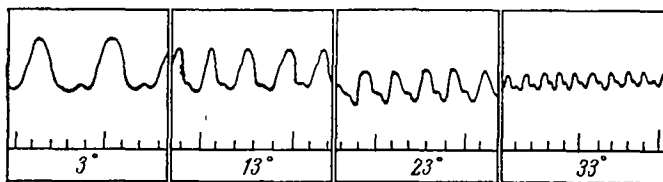


Рис. 170. Влияние повышения температуры на амплитуду и частоту пульсаций сердца лягушки (по Пембри и Филлипсу)

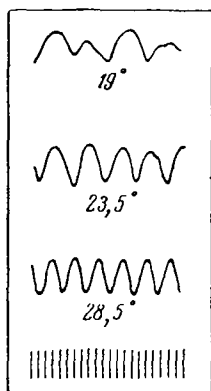


Рис. 171 Влияние повышения температуры на пульсацию *Desmodium gyrans*

Отметки времени внизу указывают интервалы в 1 мин.

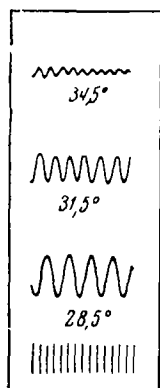


Рис. 172. Влияние повышения температуры на другую листовую пластинку

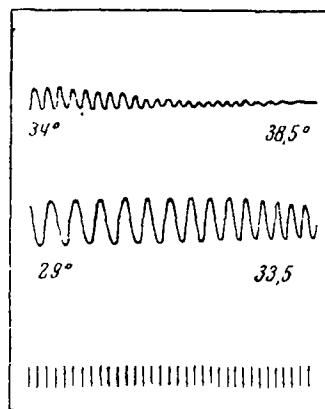


Рис. 173. Влияние непрерывного повышения температуры от 30 до 38,5°С

действие высокой температуры на пульсацию сердца лягушки. Подобное же действие оказывалось и на пульсацию *Desmodium*. На рис. 171 представлены серии пульсаций листовой пластинки при температурах 19; 23,5; 28,5°С. В каждом случае запись продолжалась в течение 20 мин. При низкой температуре пульсация склонна к некоторой нерегулярности, отсюда при 19° наблюдается неравномерность величины амплитуды последовательных пульсаций.

Оказалось, что если для 19° было 3,5 пульсаций, то для $23,5^{\circ}$ число пульсаций увеличилось до 4,5, а при $28,5^{\circ}$ — до 6 пульсаций.

Взяв очень сильное растение, я получил записи для температур $28,5$; $31,5$ и $34,5^{\circ}\text{C}$, каждая запись длилась 12 мин. Оказалось, что при $28,5^{\circ}$ было только 4 пульсации. При $31,5^{\circ}$ произошло увеличение до 6,5 пульсаций

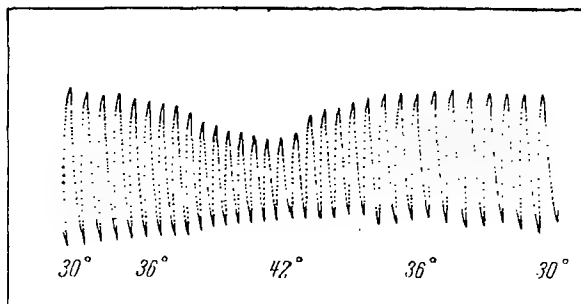


Рис. 174. Влияние непрерывного повышения температуры от 30 до 42°C и возвращения к 30°

Систолическое сокращение прогрессивно уменьшается при нагревании и увеличивается при охлаждении

и до 10 пульсаций при $34,5^{\circ}$. Другой замечательной особенностью было заметное уменьшение амплитуды с подъемом температуры (рис. 172).

Вместо того, чтобы получать изолированные записи при разных температурах, в последующих опытах температуру камеры с растением повышали очень постепенно, осторожно манипулируя с нагревательной цепью, и получили записи у разных растений. Температура таким образом повышалась в течение длительного времени от 30 до $38,5^{\circ}\text{C}$. Насколько четко частота пульсации увеличивается, а амплитуда уменьшается при повышении температуры видно на рис. 173.

В только что приведенной записи наблюдалась задержка пульсации, когда образец подвергался действию такой высокой температуры, как 38° . Но по мере того, как растение привыкало к теплу, оно могло сопротивляться даже более высокой температуре. Так нами содержалось несколько растений в теплице, температура которой в полдень была 37° . Эти растения выдерживали без задержки пульсации такую высокую температуру, как 45° . Я воспроизвожу здесь запись (рис. 174), где растение подвергалось постепенному повышению температуры от 30 до 42° , вслед за которым следовало охлаждение и возвращение к температуре 30° . Было показано, что амплитуда пульсации продолжительное время уменьшалась, но даже при

42° задержки не произошло. При охлаждении амплитуда восстанавливалась до первоначальной величины.

Нами показано, что при чрезвычайном охлаждении сила расслабления уменьшается, вследствие чего происходит задержка пульсации во время систолы. Напротив, при сильном нагревании имел место обратный эффект.

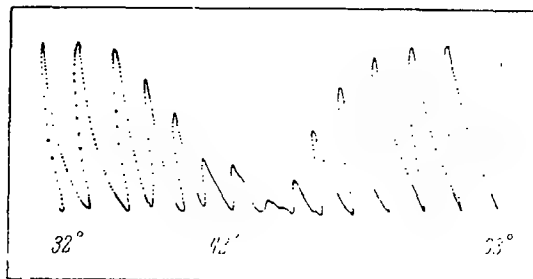


Рис. 175. Влияние продолжительного повышения температуры от 32° до 43° С и возвращения к 33°, испытанное на другом растении

Вследствие увеличения силы расслабления или уменьшения силы сокращения прогрессивно уменьшался систолический предел. Если растение подвергалось действию холода, то проявлялся обратный эффект с постепенным увеличением систолического сокращения. Подобное явление показано в записи (рис. 175).

Температуру иногда можно поднять до 45° и не вызвать при этом задержки пульсации. Но здесь наблюдается тенденция к сокращению, так как видно, что общая запись пульсации перемещается вверх. Сокращение продолжается до тех пор, пока не наступит полная задержка, вызванная сильными тепловыми изменениями в ткани.

Выводы

Действие низкой температуры на ритмическую пульсацию *Desmodium* сходно с влиянием ее на пульсацию сердца лягушки. В обоих случаях снижение температуры ведет к увеличению амплитуды и уменьшению частоты пульсации.

Минимальная температура, при которой происходит задержка пульсации листовой пластинки *Desmodium*, равнялась 17°. Задержка происходит в систоле, постепенное нагревание восстанавливало пульсацию, которая претерпевала ступенчатое увеличение, с ростом диастолического расслабления.

Повышение температуры вызывает увеличение частоты и уменьшение амплитуды пульсации.

Во время повышения температуры до 43° имеется тенденция к задержке пульсации в фазе диастолы. Систolicеское сокращение в течение подъема температуры подвергается длительному уменьшению.

Во время падения температуры происходит постепенное увеличение систolicеского сокращения.

Температурный максимум, при котором пульсация задерживается, может быть высоким (45°). Выше этой температуры имеется тенденция к сокращению и постоянной задержке вследствие сильных тепловых изменений в ткани.

Глава XXVI

ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКИХ РЕАГЕНТОВ НА АВТОМАТИЧЕСКУЮ ПУЛЬСАЦИЮ У *DESMODIUM GYRANS*

*Нанесение реагентов в виде газа или жидкости — Влияние тонического состояния образца, силы и длительности нанесения — Действие раствора сахара — Действие спирта — Действие углекислого газа — Действие анестетиков, эфира и хлороформа — Действие сероуглерода — Действие сульфата меди — Действие цинкислого калия — Антагонистическое действие кислоты и щелочи на пульсацию сердца и у *Desmodium* — Сходство реакции ритмической ткани животных и растений*

Теперь мы познакомимся с влиянием разных химических реагентов на пульсирующую активность листовой пластинки *Desmodium*. Наносить их можно как снаружи, так и изнутри. Что касается внешнего нанесения, то им пользуются для жидких реагентов, которые могут быть непосредственно нанесены на листовую подушечку; газы и пары, с другой стороны, могут циркулировать в камере с растением. Внутреннее воздействие можно обеспечить пропусканием через срезанный конец черешка, посредством гидростатического давления (см. рис. 141).

Характерные влияния разных реагентов выявляются в вызванном изменении периода или амплитуды пульсаций. Другим видимым влиянием часто бывает смещение систолического или диастолического предела пульсации. Одни реагенты вызывают задержку в систоле, другие — в диастоле.

Действие данного реагента может изменяться при разных условиях, это зависит от способа введения раствора (внутри или снаружи), от концентрации вещества и длительности действия раздражителя.

Так, один и тот же реагент при большой концентрации раствора может вызвать угнетение, а при слабой концентрации — возбуждение. Результат действия веществ также зависит от тонического состояния ткани. Растение, пульсирующее с максимально возможной амплитудой, не может увеличить амплитуду пульсаций при действии стимулирующего агента. Но у менее сильного образца действие того же самого реагента проявляется в заметном увеличении пульсации. Кроме того, сильное растение может пережить дан-

ную дозу токсического агента, тогда как менее сильный образец погибает при той же самой концентрации. Наконец, мы познакомимся с интересным явлением: привыкание самого растения к изменяющимся неблагоприятным условиям.

Некоторые химические реагенты действуют, как стимуляторы, вызывая увеличение амплитуды пульсации. Как пример, я могу вспомнить влияние слабого раствора сахара. Подопытный образец был средней силы. После получения четырех нормальных однотипных пульсаций (рис. 176) вводили внутрь 2%-ный раствор сахара, этот момент отмечали стрелкой. Действие заметно не сразу, но после интервала в одну пульсацию проявлялся стимулирующий характер реагента, в результате чего происходит ступенчатое увеличение пульсации.

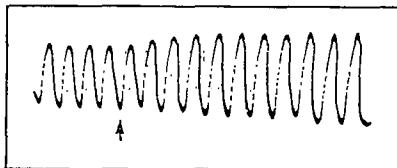


Рис. 176. Стимулирующее действие разбавленного раствора сахара, внесенного в момент, отмеченный стрелкой

Влияние спирта

Обычно, действие этого реагента в разбавленном виде вызывает увеличение ответа. Однако более сильная концентрация вызывает депрессию; кульминация депрессии — задержка пульсации. На рис. 177 можно видеть

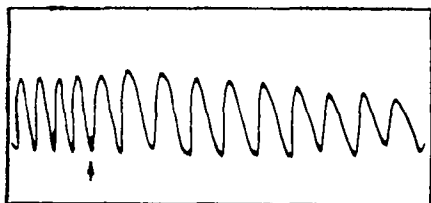


Рис. 177. Влияние внешнего наложения спирта

Первоначальное увеличение сменяется угнетением, период пульсации удлиняется

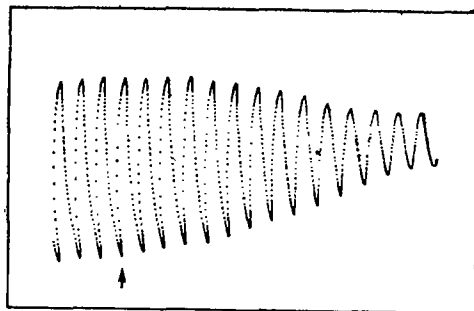


Рис. 178. Влияние внутреннего введения 15%-ного раствора спирта

легкое предварительное увеличение амплитуды, за которой следует депрессия. Период последующих пульсаций становится продолжительным.

Действие введения спирта внутрь сходно с действием снаружи. На рис. 178 видна запись, выявляющая действие 15%-ного раствора спирта.

Действие углекислого газа

Этот газ, когда разбавлен воздухом, вызывает увеличение амплитуды, хотя и удлиняет период пульсации (рис. 179). Однако приложение неразбавленного газа вызывает задержку пульсации. Если теперь в камеру ввести свежий воздух, то происходит медленное возвращение пульсации (рис. 180).

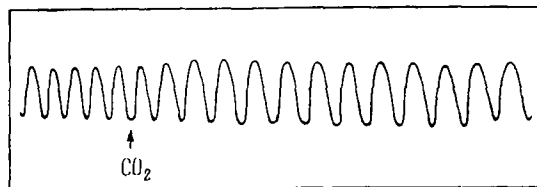


Рис. 179. Влияние разбавленного углекислого газа
Увеличение амплитуды и замедление периода пульсаций

В другом опыте я получил запись влияния внутреннего введения воды, насыщенной углекислотой. Было показано, что пульсирующая активность медленно падала, амплитуда пульсации также подвергалась уменьшению. Однако видно, что депрессорный эффект постепенно исчезал (рис. 181).

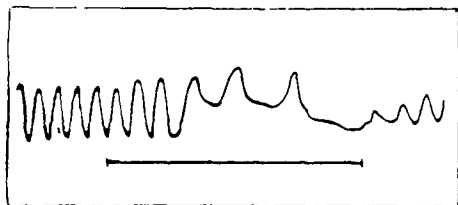


Рис. 180. Высокая концентрация углекислого газа вызывает задержку

Линия ниже записи указывает продолжительность воздействия. При поступлении свежего воздуха происходит медленное восстановление пульсаций

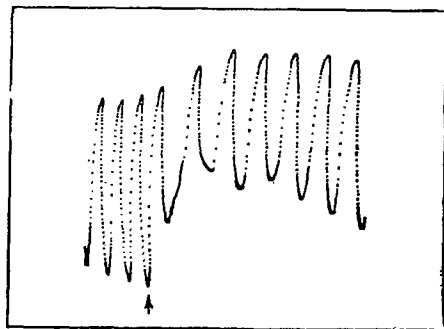


Рис. 181. Влияние внутреннего введения воды, насыщенной углекислотой

Действие эфира

Этот реагент использовался в виде паров, которые медленно вдвигались в камеру с растением. Если пары сильно разбавлены воздухом, то вначале эфир вызывал быстропроходящее увеличение, за которым следовала депрессия и задержка пульсации [45]. Если листовая пластинка подвергалась действию насыщенных паров, или пары вводились длительное время, то

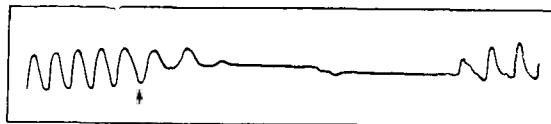


Рис. 182. Влияние паров эфира; угнетение и последующая задержка

При удалении паров пульсация восстанавливается

пульсация оказывалась необратимо задержанной. Однако, если используемые пары были разбавлены и сразу после задержки вводился свежий воздух, пульсация медленно возвращалась. Это можно видеть на рис. 182, здесь наложение эфира после трех быстрых уменьшений пульсации вызывало задержку. При выветривании паров эфира, как мы видим, пульсация после 20-минутного периода медленно возвращалась.

Действие хлороформа

Действие этого реагента на пульсацию *Desmodium* сходно с влиянием эфира. Однако действие хлороформа гораздо более токсично, небольшой

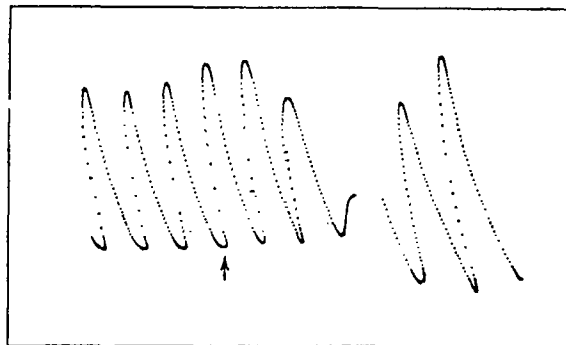


Рис. 183. Влияние паров хлороформа

Немедленный возбуждающий эффект сменяется угнетением и задержкой. При удалении анестетика пульсация восстановилась через полчаса; этому соответствует пропуск записи

излишек его ведет к постоянной задержке пульсации. В опыте, запись которого здесь представлена (рис. 183), разбавленные пары хлороформа вводились в камеру. В первых пульсациях мы имеем возбуждающее действие. Амплитуда третьей пульсации намного уменьшается, а задержка выявляется на четвертой пульсации, после начала действия анестетика. Затем пары быстро выветриваются, и в камеру поступает свежий воздух. Но задержка оставалась в течение получаса. После этого интервала наступало восстановление, на время амплитуда пульсации становилась даже больше, чем в норме.

Действие сероуглерода

Пары этого реагента также задерживают пульсирующую активность листовой пластинки. Запись (рис. 184) показывает, что задержка наступает

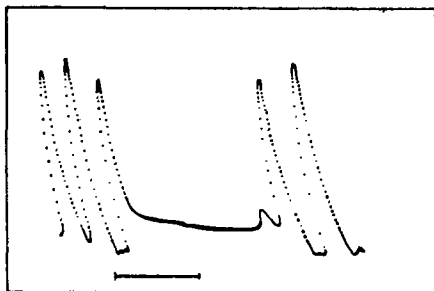


Рис. 184. Задержка пульсации парами сероуглерода и восстановление при возобновлении доступа свежего воздуха

Продолжительность действия указана горизонтальной линией под записью

сразу же после одной пульсации. Введение свежего воздуха снова восстанавливает пульсацию.

Действие сульфата меди

В качестве примера токсического реагента мы можем привести сульфат меди. Концентрированный раствор этого вещества, нанесенный непосредственно на подушечку, через короткое время вызывает задержку.

Испытывалось действие разбавленного раствора на надрезанный конец черешка. Запись действия медного купороса, введенного внутрь, дана на рис. 185.

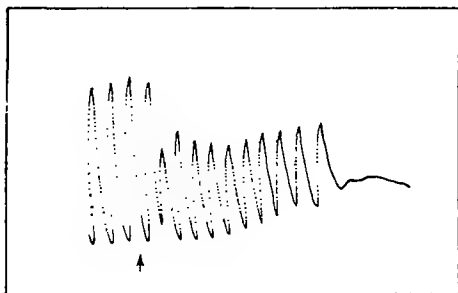


Рис. 185. Влияние внутреннего введения раствора CuSO_4 , вызвавшее задержку пульсации

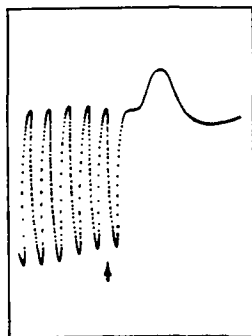


Рис. 186. Быстрая задержка пульсации в систоле при действии раствора KCN

Действие раствора цианистого калия

В главе XII мы видели, что цианистый калий уничтожает проводимость ткани; его токсическое влияние выражено сильнее, чем действие медного купороса. Ядовитое влияние цианида вызывает сильный эффект на ритмическую активность листовой пластинки *Desmodium*. Это хорошо видно на рис. 186, пульсация быстро задерживается в фазе систолы.

Антагонистические действия кислоты и щелочи

До сих пор мы рассматривали сходство в действии разных химических реагентов на ритмическую активность животной и растительной ткани. Понятен антагонистический характер действия кислоты и щелочи на сердце животного. Нанесение на сердце очень разбавленной кислоты вызывает атоническую реакцию, вследствие которой происходит задержка

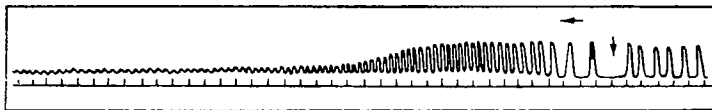


Рис. 187. Задержка пульсации сердца лягушки в диастоле при действии разбавленной молочной кислоты (по Гаскеллу)

На этом и следующих рисунках запись следует читать справа налево

пульсации в момент расслабления или в состоянии диастолы (рис. 187). Обратным является действие раствора слабой щелочи, которая вызывает тоническое сокращение и задержку в момент систолы (рис. 188).

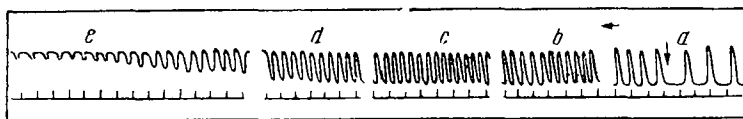


Рис. 188. Задержка пульсации сердца в систоле при действии разбавленного NaOH (по Гаскеллу)

Я нашел этот эффект, поразительно повторенный в пульсации *Desmodium*. Видно, что введение внутрь разбавленного раствора молочной кислоты вызывает задержку в состоянии диастолического расслабления (рис. 189).

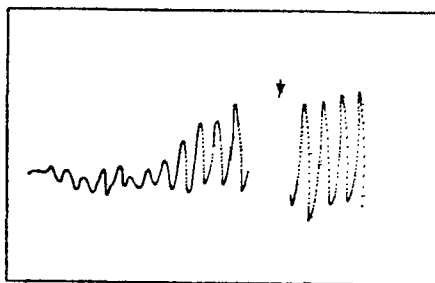


Рис. 189. Задержка пульсации *Desmodium* в диастоле при действии разбавленной молочной кислоты

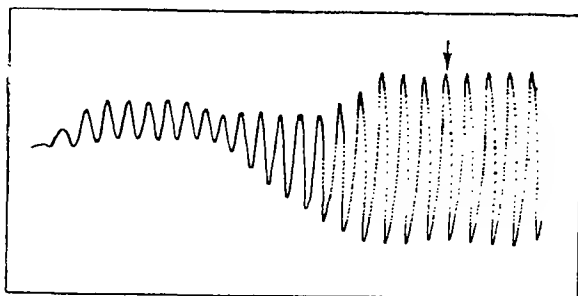


Рис. 190. Задержка пульсации *Desmodium* в систоле при действии разбавленного NaOH

Напротив, приложение разбавленного раствора NaOH (рис. 190) вызывает точно противоположное действие, а именно, задержку при систолическом сокращении.

Выводы

Влияние химических реагентов на пульсирующую активность *Desmodium* до некоторой степени изменяется тоническим состоянием растения. Это действие также зависит от концентрации реагента. Очень часто приложение слабого раствора вызывает по отношению к сильному раствору противоположный эффект.

Спирт вызывает быстро проходящее увеличение, за которым следует депрессия. Период пульсации удлиняется.

Низкая концентрация углекислоты вызывает увеличение амплитуды с удлинением периода каждой пульсации. Длительное введение неразбавленного газа вызывает задержку; при замене на свежий воздух пульсация возвращается к норме.

Пары эфира вызывают временную задержку пульсации; пульсация восстанавливается при их выветривании.

Действие хлороформа подобно действию эфира, но его токсическое действие сильнее, любой излишек вызывает неизменную задержку. Разбавленные пары вызывают предварительное увеличение ^[16], за которым следует задержка. После быстрой замены свежим воздухом происходит восстановление пульсации.

Пары сероуглерода, введенные на короткое время, также вызывают быстро проходящую задержку.

Раствор сульфата меди, нанесенный непосредственно на листовую подушечку, всегда вызывает немедленную задержку. Но если нанести его на надрезанный конец черешка, то задержка наступает не сразу, требуется время для поднятия раствора к двигательному органу.

Токсичность воздействия цианистого калия больше, чем медного купороса.

Действие кислот и щелочей на ритмическое движение *Desmodium*, как и на сердце животного, антагонистично. В обоих случаях кислота вызывает остановку в диастоле, тогда как щелочь задержку в систоле.

Глава XXVII

ОБЩИЙ ОБЗОР

Для экспериментального исследования явления раздражимости были избраны так называемые «чувствительные» растения. Из этого не следует, что основные реакции этих растений отличаются от реакций обычных растений. Используя электрический способ раздражения, я показал, что не только чувствительные, но и все растения и любой их орган обладают возбудимостью. Даже если речь идет о механическом ответе, то можно продемонстрировать сокращение в продольном направлении в различных органах обычных растений, правда, степень сокращения у них не очень велика. «Чувствительное» растение отличается от других только тем, что обладает двигательным механизмом, посредством которого возбуждение проявляется в заметном движении.

У *Mimosa* ответное движение вниз или опускание листа происходит вследствие различной возбудимости верхней и нижней половин подушечки; движение увеличивается за счет большой длины черешка. Именно эти преимущества сделали двигательный аппарат *Mimosa* хорошим индикатором движения. Таким образом, лист своим ответным движением может указать на прохождение возбуждательного импульса, возникшего на расстоянии, так же как возбуждение, переданное по нерву, можно определить по механическому ответу соединенной с ним мышцы. В связи с этим следует помнить, что растительный индикатор возбуждения может стать неэффективным при неблагоприятных условиях. Поглощение избытка воды, например, снимет подвижность подушечки *Mimosa*. При этих обстоятельствах мы можем иметь возбуждательный импульс, не проявляющийся внешне при его прохождении по растению. Таким образом, можно понять, как возбуждательный импульс обычного растения может пройти незамеченным вследствие отсутствия двигательного индикатора. Однако наличие такого импульса можно определить по электрическому ответу.

В настоящей работе различные особенности возбуждения у растений исследовались с помощью механического ответа, полученного при действии испытываемых раздражений. Различные ответы растений можно классифицировать по трем группам: 1) *простой ответ*, когда одиночное раздражение

вызывает однократный ответ; 2) *многократный ответ*, когда одиночное сильное раздражение ведет к возникновению многократных последовательных ответов; 3) так называемый *автоматический ответ*, когда пульсации возникают как бы спонтанно. Рассматривая их в естественной последовательности, мы будем поражены чрезвычайным сходством, которое обнаруживается между ответом растения и животного.

Регистратор ответа

В процессе этой работы было показано, что физиологические изменения, вызванные в растении действием внешней среды, могут быть обнаружены по характерным изменениям амплитуды и временных отношений нормальной кривой ответа. Однако при получении записей ответа возникают ошибки из-за трения пишущей точки о поверхность пластинки. Так, при записи пульсаций листовой пластинки *Desmodium* оказалось, что такой малый груз, как 0,03 г, достаточен для того, чтобы задержать пульсацию. Затруднения, связанные с трением при получении записей, были преодолены с помощью метода прерывистого контакта, вместо применяемого ранее непрерывного. Для этого в резонирующем регистраторе писчик заставляют вибрировать туда и обратно с известной и определенной скоростью. Запись состоит из последовательных точек, отмечающих определенные интервалы времени. Таким способом можно измерять интервалы времени короче сотой секунды. Благодаря крайней легкости регистратора ошибка вследствие инерции сведена к минимуму (стр. 150).

Методы раздражения

Различные раздражители, вызывающие двигательный ответ у животного, оказались также способными вызывать возбудительный ответ у растения. Так, растения можно возбуждать механически, химически, тепловым и электрическим способами раздражения. Электрическое раздражение можно вызывать полярным действием постоянного тока, разрядом конденсатора или индукционным током. Электрический метод позволяет поддерживать силу раздражения постоянной или количественно ее изменять. Как в случае скелетных мышц животного, так и в случае подушечки *Mimosa* размыкательный индукционный удар более эффективен, чем замыкательный. Чувствительность *Mimosa* к электрическому удару очень велика. Она часто реагирует на силу раздражения, составляющую всего лишь одну десятую от минимальной силы, воспринимаемой человеческим индивидуумом (стр. 157).

Временные соотношения ответного движения

Различные растения обнаруживают неодинаковый характер ответа. У одних реакция относительно быстрая, у других — медленная. У типичного представителя — *Mimosa* латентный период летом был равен 0,1 сек. Максимальное опускание листа происходило через 3 сек., а восстановление заканчивалось через 15 мин. Скорость восстановления вначале была высока, а к концу очень мала. Максимальная скорость восстановления была 0,009 мм/сек, в противоположность максимальной скорости опускания — 24 мм/сек. Движение восстановления листа проходило примерно в 300 раз медленнее опускания при возбуждении. Степень ответного опускания у *Mimosa* возрастает с повышением силы раздражения. Скорость движения также возрастает при действии более сильного раздражения и более высокой температуры; при утомлении она понижается. Более сильное раздражение требует более длительного периода для восстановления. При физиологической депрессии, вызванной зимой, ответные реакции изменяются, латентный период удлиняется, а амплитуда сокращается.

Biophytum sensitivum можно взять как типичный пример быстро реагирующего растения. Листовые пластинки претерпевают складывание не позже, чем через секунду после нанесения раздражения; восстановление заканчивается в течение 3 мин. От него заметно отличается крайне медленно реагирующий лист *Neptunia oleracea*, у которого время, необходимое для достижения максимума, составляет 180 сек., а восстановление заканчивается в 60 мин. (стр. 172).

Явления суммации раздражений

Для животной ткани показано, что одиночное раздражение, само по себе неэффективное, становится эффективным при повторении. То же самое было показано и для растительной ткани. Так, у данного экземпляра *Mimosa* электрическое раздражение силой 0,1 при однократном действии было неэффективно, при двадцатикратном повторении оно стало эффективным. Более того, оказалось, что явление суммирования в известных пределах имеет строго количественный характер. Так, у сходного образца *Mimosa* при повышении силы отдельного раздражения от 0,1 до 0,5 число повторений, необходимое для того, чтобы вызвать возбуждение, сократилось от 20 до 4. Здесь $0,1 \times 20 = 0,5 \times 4$. Было найдено, что эффективное раздражение константно и равно силе отдельного раздражения, помноженной на число повторений (стр. 180).

Влияние температуры и силы раздражения

Ответ у *Mimosa* исчезает при низкой температуре. При повышении температуры амплитуда ответа увеличивается, а период восстановления укорачивается.

В случае ответа как мышцы животного, так и *Mimosa* существует область между минимальной и максимальной силами раздражения, в пределах которой происходит увеличение амплитуды ответа при повышении силы раздражения. Эта область относительно велика для субтоничных растений. Однако она сокращается в случае высоковозбудимых образцов (стр. 185).

Работа, выполняемая растением

Во время ответного движения подушечка у *Mimosa* может совершать работу, поднимая груз. Влияние нагрузки на ответ *Mimosa* сходно с влиянием ее на сократительный ответ мышцы. В обоих случаях при увеличении нагрузки высота ответа прогрессивно уменьшается, а период восстановления укорачивается. В известных пределах количество работы, выполненной мышцей, увеличивается при увеличении нагрузки. Это верно и в случае работы, выполняемой подушечкой *Mimosa*. Так, при нагрузке в 100 мг выполненная работа составляла 1340 мг·мм, при нагрузке в 2000 мг она увеличилась до 8666 мг·мм. Мощность составляла 7480 мг·мм/сек (стр. 183).

Различные типы ответа

Ответ подушечки *Mimosa* обладает свойствами, сходными со свойствами ответа мышцы. В нормальных условиях при наличии достаточного времени для отдыха обнаруживаются последовательные ответы одинаковой высоты. Однако в условиях неполного восстановления в ответах появляются признаки утомления. Возбудимость субтонического растения увеличивается под влиянием самого раздражения. В таких условиях появляется ступенчатое увеличение ответов. При крайней субтоничности нормальный отрицательный ответ может даже превратиться в ненормальный положительный.

Аномальное поднятие после предварительного опускания листа *Mimosa* при продолжительном раздражении можно объяснить как общее свойство ответов растительной и животной ткани. В обоих случаях сокращение при утомлении переходит в расслабление (стр. 202).

Изменения двигательной возбудимости при изменениях внешних условий

Двигательная возбудимость у *Mimosa* исчезает при внезапном переходе от света к темноте. Через некоторое время наступает привыкание растения к изменившимся условиям и восстановление нормальной возбудимости.

Кроме того, возможно изменение двигательной возбудимости в зависимости от времени дня. В некоторые часы наблюдается максимальная подвижность, в другие часы — минимальная. Эта особенность, возможно,

связана с изменением тургора. Избыток тургора в подушечке ведет к поглощению воды, что сопровождается уменьшением или исчезновением двигательного ответа. Однако подвижность можно восстановить наложением глицерина.

Очень характерно действие различных газов. Одни из них оказывают стимулирующее действие, другие приводят к угнетению или отравлению. Озон повышает возбудимость. Углекислый газ и пары спирта вызывают умеренное угнетение, которое проходит, когда растение снова получает доступ свежего воздуха. Светильный газ и пары сероуглерода действуют гораздо сильнее, потеря возбудимости при их действии более полная и устойчивая. Аммиак оказывает заметное действие, уничтожая возбудимость. Сероводород, двуокись азота и двуокись серы очень токсичны по своему действию; соприкосновение с ними растения сопровождается быстрым уничтожением возбудимости, за которым следует смерть растения (стр. 209).

Смертельный спазм у растений

Мертвое растение можно отличить от живого по отсутствию электрического ответа. Ответ, выражающийся в появлении электроотрицательности, свойствен состоянию жизни. При гибели он исчезает. Если подвергнуть растение в течение некоторого времени действию температуры в 60°C , его электрический ответ обычно уничтожается. Следовательно, эта температура губительна для большинства растений.

Если лист *Mimosa* подвергать действию постепенно поднимающейся температуры, то при критической температуре поднятие внезапно переходит в спазматическое сокращение. Такой переход при нормальных условиях происходит при 60° или около того, после чего ответ у растения совсем уничтожается. Запись гибели представляет собой U-образную кривую, точка перелома соответствует точке гибели. После того, как наступила гибель, никакого изменения кривой не наблюдается. У других растений как чувствительных, так и обычных, смертельный спазм обнаруживается также при 60° или около того. В радиальных органах это движение сводится к резкому продольному сокращению. Если произвести электрическую регистрацию, то станет ясно, что электрический спазм также происходит при критической температуре, очень близкой к 60° .

Смертельное сокращение у растений сходно с тем, что наблюдается у животных. Найдено, что точка гибели понижается при физиологическом угнетении. Так, в некоторых случаях утомление снижало точку гибели у растения с 60 до 37° . В другом случае разбавленный раствор яда понижал точку гибели на 18° (стр. 217).

Полярные явления электрического тока при возбуждении

Единство явлений возбуждения у животных и растений находит удивительную иллюстрацию в характерных эффектах, вызываемых катодом и анодом. Известно, что в животных тканях при действии слабого тока возбуждение наступает только на катоде при замыкании. При умеренном усилении тока возбуждение возникает на катоде при замыкании и на аноде при размыкании.

Эти явления, происходящие в животных тканях, объединены в закон полярного возбуждения Пфлюгера. Я показал, что точно такие же эффекты имеют место в растительных тканях. А именно, законы полярного возбуждения в растении при действии слабого и умеренного тока суть:

I. При слабом токе возбуждение возникает на катоде при замыкании, но не при размыкании. На аноде возбуждение не возникает ни при замыкании, ни при размыкании.

II. При умеренно сильном токе катод возбуждает при замыкании, но не при размыкании. Анод возбуждает при размыкании, но не при замыкании.

Таким образом, полярные реакции недифференцированной протоплазмы растительной ткани идентичны с реакциями высокодифференцированных животных тканей (стр. 310).

Действие слабого восходящего и нисходящего токов на черешок *Mimosa* сходно с его действием на нервно-мышечный препарат. В обоих случаях возбуждение наступает раньше, если катод расположен ближе к отвечающему органу. Как у животного, так и у *Mimosa* одиночный индукционный удар умеренной силы эффективен в смысле своего полярного действия при появлении тока, а не при его прекращении (стр. 290).

Чувствительность *Biophytum* к действию электрического тока очень высока. При сравнении с очень чувствительным человеческим языком чувствительность *Biophytum* оказывается примерно в десять раз выше (стр. 323).

Нельзя принимать закон Пфлюгера за полное обобщение полярного действия тока (стр. 333). При сильных токах существуют два дополнительных типа реакции.

III. При действии сильного тока возбуждение возникает на катоде при замыкании и на аноде при замыкании и размыкании.

IV. При действии еще более сильного тока возбуждение наступает на катоде и на аноде как при замыкании, так и при размыкании.

Обнаружено, что физиологические изменения способны модифицировать полярные эффекты тока. При отдельном или совместном действии усили-

вающегося тока и изменении физиологических условий в растениях наблюдаются типы реакций, сходные с так называемым аномальным ответом *Protophloea* (стр. 342).

Противоположные эффекты анода и катода

На сердце животного противоположные эффекты анода и катода обнаруживаются по характерным изменениям его пульсирующей активности. Точно такие же явления были обнаружены в ритмической ткани *Desmodium gyrans*. Анод при замыкании вызывает расслабление. Это видно на записи пульсации *Desmodium* по уменьшению нормальных пределов систолического сокращения. Противоположный эффект — сокращение вследствие действия катода при замыкании — обнаруживается по уменьшению нормальных пределов диастолического расслабления (стр. 313).

В нервно-мышечном препарате эффекты восходящего и нисходящего тока изменяются в зависимости от силы тока. Во всех отношениях сходные явления наблюдаются при экспериментировании с препаратом черешок — подушечка *Biophytum*. Эти характерные изменения можно легко проследить у *Biophytum* при противоположных эффектах анода и катода при замыкании и размыкании. Замыкание на катоде и размыкание на аноде увеличивают возбудимость. Она уменьшается действием анода при замыкании и катода при размыкании (стр. 315).

Очень важная проблема физиологии растений связана с вопросом о наличии у растений проведения истинного возбуждения. Преобладала точка зрения, что у растений, подобных *Mimosa pudica*, существует простое распространение гидромеханических изменений, не сходное с проведением изменений протоплазмы, возникающих вследствие возбуждения нерва животного. Этот взгляд основывался на опытах Пфеффера и Хаберландта, которые нашли, что передача раздражения имеется несмотря на наркотизацию или обработку кипящей водой промежуточной ткани. Показано, что эти опыты не доказательны, поскольку поверхностная наркотизация или обработка кипящей водой неспособны уничтожить проводящую способность внутри ткани.

Для разрешения вопроса, носит ли передача физический или физиологический характер, было необходимо произвести количественные измерения с высокой степенью точности, чтобы определить, влияют ли физиологические изменения на скорость проведения. При точных определениях скорости важно принимать в расчет латентный период отвечающей подушечки и его изменения в различных условиях.

Определение латентного периода

Используя резонирующий регистратор, можно точно определить величину латентного периода с точностью до сотых долей секунды. Последовательные определения латентного периода при постоянных внешних условиях дали идентичные результаты. Самый короткий латентный период у *Mimosa* равен 0,06 сек., а среднее его значение летом равно 0,1 сек. В общем латентный период укорачивается при увеличении силы раздражения, однако при сверхмаксимальной силе раздражения он остается постоянным. При оптимальном состоянии латентный период растения одинаков при сильном и слабом раздражении. Утомление увеличивает латентный период, повышение температуры, напротив, укорачивает его (стр. 235). Латентный период подушечки *Neptunia oleracea* составляет 0,6 сек.

Определение скорости проведения возбуждения

Найдено, что последовательные значения скорости проведения одинаковы, если сила раздражения постоянна и предоставляется необходимое время для полного восстановления протоплазмы. При использовании *прямого* и *дифференциального методов* удалось получить существенные результаты. Автоматическая запись позволяет производить измерения таких малых промежутков времени, как 0,05 сек. Самая высокая скорость проведения у *Mimosa* равна 30 мм/сек. В субтонической ткани скорость проведения возбуждения повышается при увеличении силы раздражения. Ткань становится лучшим проводником вследствие предварительного раздражения. Утомление угнетает скорость проведения возбуждения. Скорость проведения заметно увеличивается при повышении температуры (стр. 249).

Проведение возбуждения происходит в обоих направлениях, но скорость проведения не обязательно одинакова в разных направлениях, у *Biophytum* скорость в центробежном направлении больше, чем в центростремительном.

Возбудительный характер передающегося импульса

Увеличение скорости при благоприятных условиях повышения температуры указывает на физиологический характер передачи. В поддержку этого существуют различные доказательства, некоторые из них можно считать решающими.

Проведение возбудительного электрического импульса. Возбуждение в растении сопровождается электрическими изменениями, выражающимися в появлении электроотрицательности. Электрическое исследование показывает, что электрический импульс при возбуждении передается на расстояние через различные органы растения.

Возбудительный импульс при отсутствии механических изменений. Гидромеханическая теория заранее предполагает возникновение сильных механических изменений, приводящих к передаче импульса. Однако найдено, что возникновение возбудительного импульса происходит при полярном действии электрического тока в отсутствие каких-либо механических изменений. Это становится ясно, когда мы находим, что возбудительный импульс возникает и передается при действии настолько слабого тока, что он не ощущается очень чувствительным человеческим языком. Далее, возбуждение возникает только в точке катода при замыкании и анода при размыкании, что указывает на то, что передача возбуждения имеет физиологический, а не физический характер.

Многократное возбуждение при действии постоянного тока. В соответствии с механической теорией многократное возбуждение может возникнуть лишь под действием отдельных гидромеханических импульсов, вызванных многократными раздражениями. Однако найдено, что в ритмической ткани как животного, так и растения многократное возбуждение возникает при действии постоянного тока (стр. 321).

Характерное влияние температуры на полярное возбуждение. Возбуждение в нерве при действии индукционного удара усиливается теплом и угнетается холодом. При раздражении постоянным током наблюдается обратная картина. В этом случае возбуждение угнетается теплом и усиливается холодом. Было обнаружено, что эти специфические явления повторяются в случае проводящего черешка *Mimosa*. Возбуждение, вызванное индукционным током, угнетается холодом и усиливается теплом. Но как в нерве животного, так и в черешке *Mimosa* эти явления меняются местами при возбуждении полярным действием постоянного тока. Теперь возбуждение усиливается холодом и угнетается теплом. Минимальное возбуждение становится максимальным на холоду и неэффективным в тепле (стр. 320).

Решающее доказательство возбудительного характера передаваемого импульса дает влияние различных физиологических блоков, задерживающих проведение возбуждения.

Паралич проведения при действии холода. Местное действие на проводящий черешок усиливающегося холода замедляет и в конце концов уничтожает проведение возбуждения. Как последствие приложения холода остается паралич проводящей способности на значительный отрезок времени. Утерянная проводящая способность может быть, однако, быстро восстановлена тетанизирующим электрическим ударом (стр. 257).

Электротонический блок. Возбудительный импульс можно также задержать действием электротонического блока. Эта задержка сохраняется по мере прохождения блокирующего тока. После его прекращения проводимость восстанавливается (стр. 259).

Блок проведения при действии яда. Наконец, проводимость отдельного участка черешка можно уничтожить местным наложением яда. Уничтоже-

ние проводящей способности происходит медленно при действии раствора сульфата меди и быстро при действии цианистого калия (стр. 266).

Эти результаты окончательно доказывают то, что проведение возбуждения в растении есть процесс в основе своей сходный с тем, что имеет место у животных. И в том и в другом случае происходит распространение изменений протоплазмы.

Прямое и не прямое действие раздражения

Если раздражение непосредственно нанести на отвечающий орган, то произойдет возбудительное опускание листа, сопровождающееся сокращением и отрицательным изменением набухания. Эта особая реакция обозначена как *прямое действие раздражения*. Напротив, если нанести слабое раздражение на расстоянии, то происходит только положительный ответ, сопровождающийся поднятием листа, расслаблением и положительным изменением набухания. Эта особая реакция обозначена как *не прямое действие раздражения*. Если проводимость ткани высока и раздражение достаточно сильное, тогда возбудительный отрицательный эффект маскирует положительный. В таком случае ответ на не прямое раздражение отрицателен, т. е. такой же, как и при прямом раздражении. Но, если проводимость ткани невелика или раздражение слабое или приложено на слишком большом расстоянии, тогда возникает положительный, или *не прямой, ответ* (стр. 283).

Обнаружено, что эти две противоположные реакции существуют в различных растениях при определенных условиях и при разных формах раздражения. Эти два противоположных эффекта независимо демонстрируются с помощью механического и электрического ответов.

Таким образом, два диаметрально противоположных эффекта вызываются сходными раздражениями в зависимости от прямого или непрямого их нанесения. До сих пор неожиданным было существование положительного или непрямого действия раздражения. Его нужно принимать в расчет при распутывании сложных реакций, происходящих в отвечающем органе.

Законы прямого и непрямого действия раздражения:

Ответ на сильное возбуждение, переданное на короткое расстояние или по хорошо проводящему каналу, отрицателен и одинаков с ответом при прямом раздражении. Ответ сопровождается отрицательным изменением набухания, сокращением, опусканием листа и проявлением электроотрицательности. Это прямой эффект раздражения.

Ответ на слабое раздражение, переданное на большое расстояние или по полупроводящему каналу, положителен. Ответная реакция сопро-

вождается положительным изменением набухания, расслаблением, поднятием листа и появлением электроположительности. Это непрямой эффект раздражения.

Множественный ответ

При получении записей электрического ответа часто обнаруживают, что одиночное умеренное раздражение ведет к возникновению однократного ответа, а сильное раздражение ведет к появлению множественных серий ответов. Подобным образом у *Biophytum* и *Averrhoa* умеренное раздражение ведет к возникновению однократного механического ответа, сильное раздражение — к появлению множественных серий ответов. Эти множественные ответы появляются при различных видах сильного раздражения: индукционный удар, постоянный ток, сильный свет, тепловой удар и химическое возбуждение (стр. 348).

Если подвергнуть *Biophytum* действию последовательных раздражений увеличивающейся силы, амплитуды последовательных ответов останутся такими же, как и раньше. Следовательно, ответ осуществляется по принципу «все или ничего». После того, как сила раздражения достигла определенного предела, избыток поглощенной энергии находит выход в виде множественных ответов. Некоторые ткани растений обладают способностью удерживать в латентном состоянии избыток раздражения и впоследствии давать ему выход в форме повторяющихся ответов (стр. 346).

Свойства ответа *Biophytum* подобны свойствам ответа сердечной ткани животного. Оба характеризуются длинным рефрактерным периодом и ответом по принципу «все или ничего». У обоих одиночное умеренное раздражение ведет к возникновению однократного ответа, а сильное раздражение — к возникновению множественных серий ответов.

Не существует резкой разграничительной линии между явлениями множественного и так называемого спонтанного ответа. При очень благоприятных обстоятельствах поглощенный избыток энергии извне обычно найдет выход, подобно *Biophytum* в автоматическом ответе, который присущ в норме *Desmodium gyrans*.

Автоматические пульсации *Desmodium gyrans*

До сих пор не было предложено удовлетворительного объяснения так называемого спонтанного движения. Однако в этой и предыдущей моей работе [47] было показано, что не существует такого явления как абсолютно спонтанное движение, а каждое движение есть результат действия запасенного раздражения. То, что это действительно так, можно продемонстрировать на примере *Desmodium*, изолируя листовую пластинку от внешних

источников раздражения. В этом случае явление расхода запасенной энергии можно видеть по постепенной остановке пульсирующих движений. В состоянии бездействия ответ наступает под влиянием нового раздражения. Если предварительное потребление энергии не было чрезмерным, умеренное раздражение ведет к возникновению многократных ответов. Однако при дальнейшем расходе энергии, сильное раздражение вызывает только однократный ответ (стр. 373).

Листовые пластинки *Desmodium* в состоянии бездействия обнаруживают однократный ответ на одиночный индукционный удар умеренной силы. В типичном случае латентный период был найден равным 0,4 сек., время достижения максимума — 45 сек., а период расслабления — 120 сек. У кривой ответа обнаруживается плоская вершина.

Летом однократная пульсация сильной листовой пластинки *Desmodium* заканчивается приблизительно за 100 сек. Более быстрое движение вниз заканчивается за 41 сек., максимальная скорость равна 0,9 сек., а средняя скорость — 0,44 мм/сек. Период движения вверх более растянут и равен 60 сек.; максимальная скорость движения вверх равна 0,56 мм/сек, средняя скорость равна 0,3 мм/сек.

Пульсирующая активность изолированной листовой пластинки *Desmodium* может поддерживаться однообразной в течение нескольких часов, если растение находится под действием умеренного внутреннего гидростатического давления. Если повысить внутреннее гидростатическое давление, увеличиваются пределы диастолического движения. Наоборот, пределы систолического движения уменьшаются. При увеличении внешней нагрузки амплитуда пульсации уменьшается и наступает остановка сокращений (стр. 361).

Сходные свойства ритмической пульсации у животных и растений

Ритмические ткани растения проявляют свойства чрезвычайно близкие к свойствам ритмической ткани животного. Сердечная ткань животного имеет длинный рефрактерный период; ткань не реагирует на раздражение, нанесенное в рефрактерный период. Это также свойственно ответу ритмической ткани *Desmodium* (стр. 368). Ритмические ткани животных и растений одинаково не способны к тетанусу.

При наложении лигатуры Станниуса пульсация сердца задерживается в диастоле. Сходная задержка в диастоле пульсаций у *Desmodium* происходит при наложении лигатуры ниже двигательного органа (стр. 362).

Пульсирующая листовая пластинка *Desmodium*, подобно пульсирующему сердцу, более восприимчива к возбуждению в диастоле, чем в систоле. При действии индукционного тока во время фазы диастолы возникает внеочередная пульсация (стр. 376). Передаваемое возбуждение влияет на нор-

мальную пульсацию ритмических тканей и животных, и растений сходным образом. В некоторых обстоятельствах оно приводит к торможению, в других — к ускорению (стр. 377).

Ещё более замечательно сходство действия температуры и химических реактивов на ритмические пульсации животного и растения.

Влияние температуры

Действие понижения температуры на ритмическую пульсацию *Desmodium* сходно с ее влиянием на пульсацию сердца лягушки. Понижение температуры увеличивает амплитуду, но сокращает частоту пульсации обоих. Пульсация листовой пластинки *Desmodium* прекращается при минимальной температуре около 17° С. Задержка происходит в систоле; постепенное нагревание возрождает пульсацию, которая претерпевает ступенчатое увеличение с усилением диастолического расслабления (стр. 381).

Повышение температуры усиливает частоту и уменьшает амплитуду пульсации. При увеличении температуры до 43° С наблюдается тенденция к задержке в диастоле. Систолическое сокращение претерпевает постоянное уменьшение при повышении температуры. Во время снижения температуры происходит постепенное увеличение систолического сокращения (стр. 383). Максимальная температура, при которой происходит задержка пульсации, может быть очень высокой (45° С). Выше этой температуры существует тенденция к сокращению и полной остановке вследствие глубоких тепловых повреждений ткани.

Действие химических агентов

Влияние ядовитых веществ на ритмическую пульсацию изменяется в зависимости от тонического состояния растения, концентрации реактива и продолжительности его воздействия.

Пары спирта и разбавленный углекислый газ вызывают проходящее увеличение амплитуды и периода. Более сильное их воздействие вызывает задержку пульсации. Разбавленные пары эфира и сероуглерода вызывают временную задержку; после кратковременного доступа свежего воздуха пульсация возобновляется. Хлороформ действует сильнее, чем эфир.

Раствор сернистой меди вызывает полную остановку пульсации. Ядовитое действие цианистого калия сильнее, чем действие сульфата меди.

Очень характерное изменение ритмической активности животной ткани обнаружено при антагонистическом действии кислоты и щелочи на пульсацию. Разбавленная кислота вызывает в сердце атоническую реакцию с задержкой пульсации в состоянии диастолы или расслабления. Действие щелочи полностью противоположно этому, задержка наступает в систоле. Эти специфические эффекты изумительным образом воспроизводятся в ритми-

чески пульсирующем *Desmodium*. Разбавленный раствор молочной кислоты вызывает в пульсирующей листовой пластинке задержку диастолического расслабления. Нанесение разбавленного едкого натрия, напротив, вызывает прямо противоположный эффект: задержку в систоле (стр. 391).



В начале этой работы мы поставили вопрос о возможности определения внутренних изменений в растении, наступающих в результате действия разных раздражений. Было показано, как можно заставить растение записывать свой ответ на испытываемое раздражение и как можно изучать по записи, произведенной самим растением, влияние изменений окружающей среды.

Оказалось, что изменения в физиологической деятельности растения при изменении внешних условий можно точно оценивать по увеличению или уменьшению его ответа. Было также показано, насколько многочисленны и разнообразны факторы, обуславливающие сложность ответов у растений. Было продемонстрировано, что результат действия раздражения зависит от того, оказывает оно прямое или непрямое действие, слабое или сильное. Было также показано, что ответ зависит от тонического состояния ткани, т. е. от того, была ли она нормальной, субтоничной или утомленной. В бесчисленных перестановках и сочетаниях этих изменяющих факторов заключается бесконечная сложность явлений ответа.

Исследуя ответ живых тканей, мы находим, что едва ли существуют явления раздражимости, наблюдающиеся у животных, которые было бы невозможно обнаружить у растений. Показано, что различные проявления раздражимости у растений идентичны с наблюдавшимися у животных. Это очень важные заключения для теории эволюции. Можно с уверенностью предсказать, что признание единства ответов у животных и растений не в малой степени продвинет развитие физиологии растений. Более того, многие трудные проблемы физиологии животных найдут свое разрешение при экспериментальном изучении соответствующих проблем в более простых условиях жизни растений. Изучение ответных реакций у растений должно рассматриваться как имеющее фундаментальное значение для освещения различных явлений, связанных с раздражимостью живых тканей.

ПРИЛОЖЕНИЯ



От редакции

Джагдиш Чандра Бос (1858—1937) — один из основоположников материалистического учения о раздражимости растений. Как отмечает К. А. Тимирязев, его труды «знаменуют новую эпоху в мировой науке». Классические исследования Боса в области биофизики и физиологии растений открыли новые явления в жизни растений. Он, по существу, первый наиболее глубоко и детально исследовал биоэлектрические явления в растениях и установил закономерности их изменения.

Бос был большим патриотом своей родины, он отдал много сил и энергии просвещению народа и организации науки в Индии.

Дж. Ч. Босом написано много работ по физике, биофизике и физиологии растений. Его исследования по раздражимости растений стали классическими. Редакция отобрала самые важные работы Боса в области биофизики и физиологии растений. В подборе материалов, составлении и оформлении этих трудов большую помощь оказали индийские ученые и лично директор Института им. Дж. Ч. Боса в Калькутте проф. д-р Дм. Бос.

Редактором-составителем А. М. Синюхиным написана статья о жизни и творчестве Дж. Ч. Боса. «Реакция в живом и неживом» переведена Л. А. Царевой, «Исследования раздражимости растений» — М. А. Посконовой, «Нервный механизм растений» — О. Х. Коштоянцем, «Автографы растений и их сущность» — С. В. Шестаковым. Общая редакция перевода сделана В. Г. Коченковым.

Отв. редактор проф. И. И. Гунар

КОММЕНТАРИЙ*

Реакция в живом и неживом

[1] Перевод книги: *Response in Living and Non-Living*. London—New York, Longmans, Green and Co, 1902.

Этот труд посвящен индийскому народу. Патриотизм и горячая любовь к Индии постоянно проявлялись у Дж. Ч. Боса (см., например, его выступление в связи с торжествами, посвященными открытию Института в Калькутте, и на чествовании Рабиндраната Тагора — «*The Golden book of Tagore*», Calcutta, 1931; «Рабиндранат Тагор — друг Советского Союза». Сб. документов и материалов, Изд-во вост. лит., 1961). О патриотизме Дж. Ч. Боса писал Ромен Роллан (см. *Собрание сочинений*, т. 14, Гослитиздат, 1958).

Опыты, изложенные в этой книге, задуманы и начаты в Калькутте, а закончены в Англии, в Королевском институте. После завершения опытов Дж. Ч. Бос, несмотря на приглашения остаться в первоклассно оборудованной лаборатории, вновь вернулся к себе на родину.

Исследования Дж. Ч. Боса, посвященные доказательству единства физической природы ответных реакций живого и неживого, предприняты одновременно с успешными попытками доказательства единства химической природы процессов живого и неживого. См., например, работу Дж. Леба «Динамика живого вещества» (Одесса, 1910). Эти работы были направлены на доказательство материалистической природы жизненных явлений.

Обычно «*Response*» переводится как «ответ». При переводе названия книги сохранен перевод, впервые предложенный К. А. Тимирязевым, поскольку он наиболее точно отражает существо содержания книги.

Как свидетельствуют воспоминания Крашенинникова, после знакомства с первыми трудами выдающегося индийского биолога К. А. Тимирязев собирался поехать в Индию к Дж. Ч. Босу, но помешала первая мировая война. По воспоминаниям А. К. Тимирязева, его отец имел переписку с Дж. Ч. Босом, который прислал ему фотографию, впервые напечатанную в статье К. А. Тимирязева «Главнейшие успехи ботаники в начале XX столетия» (1915), а затем в статье Вульфа Е. В. «Исследования Боса над чувствительностью растений» («Природа», № 12, 1927). *Смр.* 9.

[2] Работа «*On the Electromotive Wave accompanying Mechanical Disturbance in Metals in Contact with Electrolyte*» (*Proceeding of the Royal Society of London*, v. 70, 1902, p. 273—294) опубликована в 1902 г. *Смр.* 9.

[3] Работа «*On the Strain Theory of Vision and Photographie Action*» (*Proceeding of the Royal Society of London*, v. 70, p. 185—193) опубликована в 1902 г. *Смр.* 9.

[4] Хэмфри Дэви (1778—1829) — первый директор Королевского института. Ему принадлежит открытие и приоритет выделения в чистом виде калия, натрия, хлора и брома. Дэви является одним из создателей электрохимии. Выдающийся физик Майкл Фарадей (1791—1867) также впоследствии был директором Королевского института. *Смр.* 9.

* Комментарий составили А. М. Синюхин и Л. А. Царева. Все ссылки на примечания даны в тексте цифрой в квадратных скобках, стоящих над строчкой. В конце каждого примечания курсивом указана страница текста, к которой относится данное примечание.

[5] W. Biedermann. Electro-physiology. I. London, Macmillan and Co, Ltd., 1896, 522 p.; II. London, Macmillan and Co, Ltd., 1898, 500 p.

W. Biedermann. Electrophysiologie, Jena, Gustav Fischer, 1895, 857 S. Сmp. 12.

[6] Начиная биологические исследования, Дж. Ч. Бос продолжил давнюю традицию физиков, исследовавших биологические явления.

Биологическими исследованиями занимались Р. Декарт, Борелли, Нобили, М. Фарадей, Г. Гельмгольц, Н. А. Умов, П. П. Лазарев и др. Многие физические лаборатории постоянно уделяли внимание биологическим проблемам. Нобили экспериментально исследовали ЭДС кожи лягушки; М. Фарадей изучал свойства тока, генерируемого электрическим скачком; Г. Гельмгольц ввел математический метод в физиологию, подробно исследовал физические явления глаза; в лаборатории А. С. Попова проводились исследования по сопряжению человеческого тела электрическому току. Сmp. 14.

[7] Библиографию по электрофизиологии см.: H. F. Rosenne. A bibliography of continuous bioelectric currents. «Bioelectric fields and growth». Ed. Lund E., Austin, Texas, 1947, p. 301—377. Сmp. 18.

[8] A. D. Waller. Four observations concerning the electrical effects of light upon green leaves.—J. Physiol., 1900, v. 25, p. 18.

A. D. Waller. The frog's skin as an electrical organ.—J. Physiol., 1900, v. 26, p. 15—18.

A. D. Waller. Action électromotrice des feuilles vertes sous l'influence des lumières rouge, bleue et verte.—C. R. Soc. Biol., Paris, 1900, v. 52, p. 1093—1095.

A. D. Waller. The electrical effects of light upon green leaves.—Proc. Roy. Soc., 1900, v. 67, p. 129—137.

A. D. Waller. The signs of life from their electrical aspect. London, John Murray, 1903, 175 p.

A. D. Waller. Physiology, the servant of medicine. London, Univ. of London Press, 1910, 143 p. Сmp. 20.

[9] H. Munk. Die elektrischen- und Bewegungs-Erscheinungen am Blatte von *Dionaea muscipula*.—Arch. Anat. Physiol., Lpz., 1876, S. 30—122, 167—203.

Мунк нашел, что у *Dionaea muscipula* раздражение воспринимается чувствительными клетками на верхней стороне листа. От чувствительных волосков возбуждение передается к клеткам, в которых осуществляется двигательная реакция, приводящая к «ловчим» движениям листьев. Сmp. 20.

[10] J. Burdon-Sanderson. Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of *Dionaea muscipula*.—Proc. Roy. Soc., 1872—1873, v. 21, p. 495—496.

J. Burdon-Sanderson. Ueber elektrische Vorgänge im Blatte der *Dionaea muscipula*.—Zbl. med. Wiss., 1873, Bd. 53, S. 833—835.

J. Burdon-Sanderson. Die elektrischen Erscheinungen am *Dionaea* Blatt.—Biol. Zbl., 1882, Bd. 2, S. 481—500.

J. Burdon-Sanderson. On the electromotive properties of the leaf of *Dionaea* in the excited and unexcited states.—Philos. Trans., 1882, v. 173, p. 1—55; 1888, v. 179, p. 417—449.

J. Burdon-Sanderson. Die elektrischen Erscheinungen am *Dionaea* Blatt.—Biol. Zbl., 1889, Bd. 9, S. 1—14.

О работах Бердон-Сандерсона по электрофизиологии растений Ч. Дарвин писал: «Изумительное открытие, сделанное д-ром Бердон-Сандерсоном, теперь всем известно, а именно, что в пластинке и черешке нормально существует электрический ток и что при раздражении листьев этот ток нарушается совершенно так же, как при сокращении мускула животного» (Сочинения, т. 7, Изд-во АН СССР, 1948, стр. 507). Бердон-Сандерсон работал на листьях *Dionaea muscipula*. Он обнаружил возникновение колебаний потенциалов в поверхности листа после раздражения, т. е. в результате раздражения в клетках возникают токи действия. Особенно поразила современников скорость, с которой по тканям распространяются токи действия. По данным Бердон-Сандерсона, после мгновенного слабого индукционного удара уже через 0,04 сек. наблюдаются колебания тока в отводящей цепи, тогда

как двигательная реакция начинается только через 1 сек. и заканчивается через 5—6 сек. При очень слабых раздражениях колебания потенциалов также наблюдаются, хотя движение может отсутствовать. По данным Бердон-Сандерсона, скорость тока действия составляет 2 см/сек. Скорость распространения токов действия, а также их характер проявления позволили современникам провести аналогию между явлениями, наблюдаемыми при раздражениях в тканях растений и в нервно-мышечных тканях животных. *Смр.* 20.

[11] A. J. Kunkel. Elektrische Untersuchungen an pflanzlichen und tierischen Gebilden.— Pflüg. Arch. ges. Physiol., 1881, Bd. 25, S. 342—379.

A. J. Kunkel. Über elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzenteilen.— Arb. bot. Inst. Würzburg, 1882, Bd. 2, S. 1.

A. J. Kunkel. Über einige Eigentümlichkeiten des elektrischen Leitungsvermögens lebender Pflanzenteile. — Arb. bot. Inst. Würzburg, 1882, Bd. 2, S. 333. Кункел в подушечке листового черешка *Mimosa pudica* обнаружил ток действия с амплитудой 100 мв. *Смр.* 21.

[12] J. C. Bose. Electric response in ordinary plants under mechanical stimulus.— The Journal of the Linnean Society. Botany, 1902, v. 35, p. 275—304. *Смр.* 22.

[13] Д'Арсонваль Жак Арсен (1851—1940)—французский физиолог и физик. С 1882 г.—директор лаборатории биофизики в Коллеж де Франс, с 1894 г.—заведующий кафедрой экспериментальной физиологии. Д'Арсонваль предложил ряд электрофизиологических приборов, в том числе гальванометр с подвижной рамкой. Разработал методы лечебного использования высокочастотных токов — дарсонвализация. Д'Арсонваль одновременно с Н. Е. Введенским и Н. Тесла установил, что токи малой силы, но высокой частоты оказывают на организм положительное воздействие. Д'Арсонваль был членом Парижской академии. *Смр.* 24.

[14] Г. Герц открыл поляризацию радиоволн в 1889 г. Как свидетельствуют воспоминания Д. М. Боса (D. M. Bose. J. C. Bose's Plant Physiological Investigations in Relation to Modern Biological Knowledge.— Trans. of the Research Inst., v. XVIII, Calcutta, 1947—1948), в начале Дж. Ч. Бос большинство исследований проводил на когерере, т. е. устройстве для обнаружения и регистрации радиоволн. В основе работы когерера лежит свойство плохих контактов уменьшать собственное сопротивление под влиянием электрических разрядов. Впервые применен в 1890 г. Э. Бранли. Сыграв большую роль в начале развития радиотехники, впоследствии когерер был заменен кристаллическими и другими детекторами. При работе с когерером Дж. Ч. Бос впервые задумался над проблемой единства электрических явлений в живом и неживом. Так, например, на когерере им были установлены явления «утомления», «периодичности» и т. п. (Дж. Ч. Бос. Избранные труды по экспериментальной физике. Изд-во вост. лит., 1959). *Смр.* 47.

[15] J. C. Bose. On «electric touch» and molecular changes produced in matter by electric waves.— Proc. Roy. Soc., 1900, v. 66, p. 450—451. *Смр.* 47.

[16] См. библиографию трудов Дж. Ч. Боса во втором томе этого издания. *Смр.* 63.

[17] При изучении процессов возбуждения исследователи неоднократно возвращаются к свойствам пассивных металлических моделей для выяснения сущности электрофизиологических явлений. «Наибольшее удивление вызывает тот факт, что железная проволока и нерв, будучи совершенно различными по своим химическим свойствам, функционируют весьма сходным образом» (K. F. Bonhoeffer. Activation of Passive Iron as a Model for the Excitation of Nerve.— J. Gen. Physiol., 1948, v. 32, p. 69). В настоящее время в модельных опытах для выяснения функции нервной системы исследуются анодные характеристики тетрода, магнетрон с расщепленным анодом, мультивибраторы на двояном триоде с анодной связью, фантастроны и транзистроны, пассивные металлические электроды в растворе электролита, т. е., как видим, в области моделирования продолжается тот же принцип, который применил Дж. Ч. Бос. Наиболее отчетливо эти идеи развиваются в работах, опубликованных в сб. «Электроника и кибернетика в биологии и медицине» (ИЛ, 1963) и в работе Р. Маккея «Что такое нерв?» (R. S. Mackay. What is a Nerve? — IRE Trans. on Med. Electron., 1960, N 2, p. 94—97). *Смр.* 82.

[18] Подробнее с физическими работами Дж. Ч. Боса можно ознакомиться в кн.: Дж. Ч. Бос. Избранные труды по экспериментальной физике. Изд-во вост. лит., 1959. В этой книге имеются статьи М. И. Радовского и Б. А. Остроумова, в которых дается анализ исследований индийского ученого. *Стр. 90.*

[19] Вопросы моделирования в биологии до настоящего времени играют существенную роль в раскрытии сущности биологических явлений («Моделирование в биологии». Под ред. Н. Бернштейна. ИЛ, 1963). В частности, ЭДС биологических объектов исследовалась подробно различными физическими методами. Так, Дюбуа-Реймон компенсационным методом измерял ЭДС мышц, нервов, сетчатки и мозга, В. Я. Данилевский пытался с точки зрения термодинамики подойти к пониманию свойств скелетных мышц, И. М. Сеченов ставил задачу физико-химического подхода к пониманию физиологических процессов (В. Я. Данилевский. Термофизиологические исследования мускулов. «Зап. Академии наук», 1881, т. 40, стр. 57—68; И. М. Сеченов. Материалы для будущей физиологии алкогольного опьянения. Докт. дисс. СПб., 1860). А. А. Эйхенвальд экспериментально изучил поглощение растворами электромагнитных колебаний, В. Я. Данилевский анализировал физиологические эффекты искрового разряда на нервную систему, Д'Арсонваль исследовал влияние переменного электромагнитного поля на физиологические реакции животных и человека, Н. Ушинский в аналогичных условиях обнаружил увеличение выделения CO_2 , П. П. Лазарев начинал изучать биофизику сетчатки (А. А. Эйхенвальд. Поглощение электромагнитных волн электролитами. Докт. дисс., 1897; В. Я. Данилевский. Ueber die tripolare elektrische Reizung der Nerven.—Zbl. f. Physiol. 1885, Bd. IX, H. 12, S. 390—398; П. П. Лазарев. Исследования по ионной теории возбуждения. М., 1916). *Стр. 104.*

[20] Анализ работ Дж. Ч. Боса по биофизике зрения дан в работе А. В. Лебединского «Джагдип Чандра Бос как биофизик» («Вопросы истории естествознания и техники», 1959, вып. 8, стр. 18—25).

О современных исследованиях по электрофизиологии рецепции подробно изложено Р. Гранитом («Электрофизиологическое исследование рецепции». ИЛ, 1957). Анализ первичных реакций глаза дан в книге Д. С. Воронцова «Общая электрофизиология» (Медгиз, 1961), в сборнике «Современные проблемы биофизики», т. 1 и 2 (ИЛ, 1961), в книгах М. Брейзье «Электрическая активность нервной системы» (ИЛ, 1955), Г. Бера «Функции химических передатчиков вегетативной нервной системы» (ИЛ, 1961), Дж. Экклс «Физиология нервных клеток» (ИЛ, 1959). *Стр. 108.*

[21] Р. Декар на сетчатке глаза через прорез в белковой оболочке увидел изображение предметов, на которые «смотрел» вырезанный глаз животного. В. Кюне получил на сетчатке фотографическое изображение предметов, фиксированных глазом кролика. Ему удалось извлечь из сетчатки светочувствительное вещество, зрительный пурпур, доказать факт его фотохимического превращения на свету и провести спектроскопические исследования. Впоследствии эти спектры изучал Кениг (В. Кюне. Химические процессы в сетчатой оболочке.— В кн. «Руководство по физиологии», т. 3, ч. I, СПб., 1887; А. Коопиг. Ueber den Einfluss von santoninsauerem Natron auf ein normales trichromatisches Farbensystem.—Gesam. Abh. z. Physiol. Optik, 1903, S. 140). См. комментарий к «Исследованиям раздражимости» [28]. *Стр. 109.*

[22] В подлиннике «after-oscillation». Этот термин в настоящее время нередко переводится как «вызванные осцилляции». См. Г. Дришель. Динамика регулирования вегетативных функций.—Сб. «Процессы регулирования в биологии», ИЛ, 1960; Э. Бюнинг. Ритмы физиологических процессов. ИЛ, 1959. *Стр. 118.*

[23] В оригинале «after-imague». *Стр. 127.*

[24] В оригинале «after-vision». *Стр. 128.*

[25] М. Ферворн — проф. Йенского и Геттингенского университетов. Исследовал реакции клеток на действие всевозможных раздражителей, проводил экспериментально-физиологические работы по протистологии. М. Ферворн был последователем учения Р. Вирхова.

ва и считал, что каждая клетка многоклеточного организма есть «целый организм». По его мнению, функции организма представляют собой как бы арифметический итог функций клеток. Его экспериментальные исследования широко известны биологам и не потеряли значения до настоящего времени, но философские воззрения крайне идеалистичны. Он с позиций психомонизма объявил весь мир продуктом человеческой психики. Причина, по мнению Ферворна, — «непознаваемая» категория. В. И. Ленин в работе «Материализм и эмпириокритицизм» разоблачил взгляды Ферворна и его сторонников как разновидность махизма. В. И. Ленин показал, что отрицание причинности — форма фидеизма, и она крайне ненаучна. *Стр. 131.*

[26] Закон Вебера — Фехнера выражает связь между раздражением, действующим на органы чувств, и вызываемым им ощущением. Согласно этому закону, если сила раздражения увеличивается в геометрической прогрессии, то интенсивность ощущения растет в арифметической прогрессии. Однако при очень слабых или очень сильных раздражениях соотношение, установленное этим законом, не наблюдается. Э. Г. Вебер (1795—1878) — немецкий анатом и физиолог, один из основателей экспериментальной психологии. Его экспериментальные данные легли в основу закона. Г. Фехнер (1801—1887) — немецкий философ-идеалист, также один из основателей экспериментальной психологии. Экспериментально и математически подтвердил закон Вебера. Закону Вебера — Фехнера посвящена обширная литература, его много раз критиковали, но тем не менее пока не утратил своего значения. О законе см., в частности: Р. Г р а н и т. Электрофизиологическое исследование рецепции, ИЛ, 1957; E. H. W e b e r. De pulsu resorptione, auditu et tactu annotationes. — *Anat. physiol.*, Leipzig, 1846, p. 135, 137; E. H. W e b e r. Der Tastsinn und das Gemeingefühl, 1846; G. T. F e c h n e r. Elemente der Psychophysik, Leipzig, 1862. *Стр. 132.*

[27] Бос считал, что физиологические явления имеют глубокую причинную зависимость. Отрицание закона причинности является неотъемлемой чертой многих идеалистических школ до настоящего времени. Оценка идеалистических взглядов некоторых физиологов и физиков, современников Дж. Ч. Боса, дана в статье о жизни и творчестве Боса. В качестве примера современных идеалистических представлений можем указать на работу представителя английской школы «логического анализа» А. Дж. Айера («Философия и наука». — «Вопросы философии», 1962, № 1), в которой он выступает против закона причинности. С подобными утверждениями выступали Шлик, Карнап, Витгенштейн и другие неопозитивисты, а еще ранее агностик Юм, позитивист Конт, эмпириокритик Мах и др.

Причинность физиологических явлений у Дж. Ч. Боса не вызывает сомнений. Безусловно, уровень знаний не позволил сделать Босу правильные выводы о единстве физических процессов в живом и неживом во всех обсуждаемых им проблемах, но подобная постановка вопроса и логика экспериментов не потеряли значения и в настоящее время.

В связи с успешным развитием кибернетики и бионики идеи Боса об аналогичности процессов в живом и неживом вновь привлекают внимание. Естественно, современные достижения математики, радиоэлектроники, автоматики и других точных наук позволяют многие вопросы, которые рассматриваются Дж. Ч. Босом в работе «Реакция в живом и неживом», оценить иначе (В. В. П а р и н, Р. М. Б а е в с к и й. Кибернетика в медицине и физиологии. Медгиз, 1963). Многие высказывания Боса механистичны.

Идея о единстве ответов живых организмов привела к стремлению использовать все преимущества обобщения математики и физиологии, логики и электроники, психологии и автоматики, биологии и физико-химии. В развитии современной теории информации большую роль сыграли Н. Винер, А. Н. Колмогоров, К. Шэннон, Д. Нейман, М. Валларт, А. Розенблут, У. Маккалок, Ю. Бигелоу, Р. Карнан и др., но, безусловно, у истоков возникновения идей, которые впоследствии нашли яркое завершение в современной кибернетике, находятся труды выдающегося индийского физика и биолога Дж. Ч. Боса («Электроника и кибернетика в биологии и медицине». Под ред. П. К. Анохина. ИЛ, 1963). *Стр. 136.*

[28] К. А. Тимирязев в своей статье, анализирующей исследования Дж. Ч. Боса («Сочинения», т. 8. Сельхозгиз, 1939, стр. 204) приводит заключительные слова из этой книги.

В переводе опущено одно предложение, связанное с анализом предыдущего материала, но в нем очень четко и ярко выявлено основное содержание монографии: «Изученные явления не представляются результатом деятельности какой-то непознаваемой, самовольной, жизненной силы, но происходят в силу законов, не знающих различия, но действующих одинаково как в мире органическом, так и неорганическом». *Смп. 136.*

Исследования раздражимости растений

[1] Перевод книги: *Researches on irritability of plants*, Longmans, Green, and Co. London — New York — Bombay — Calcutta, 1913.

О цели этого исследования Дж. Ч. Бос писал: «Предметом данного исследования является установление единства ответных реакций у растений и животных. Это чрезвычайно важно, так как мы можем ожидать, что на основании простых явлений у растительных организмов будут объяснены более сложные физиологические реакции в животных тканях» (*стр. 140*). Бос в предисловии пишет: «Они (установленные электрофизиологические явления. — *Ред.*) не только бросили свет на многие неясные проблемы, но также привели к открытию некоторых важных явлений в физиологии растений» (*стр. 139*). «Исследования раздражимости растений» были высоко оценены К. А. Тимирязевым сразу же после их выхода. К. А. Тимирязев, в частности, писал: «... невозможно передать все богатое содержание книги (*Researches on irritability of plants*), которая должна быть сразу признана классической в этой сложной и крайне любопытной и важной области физиологического исследования». Это «капитальный труд, замечательный по блестящей обработке экспериментальных приемов и по глубокому значению некоторых выводов, являющихся новым завоеванием научной физиологии, новым поражением витализма» (*см. К. А. Тимирязев, Сочинения, т. 8, Сельхозгиз, 1939, стр. 204, 208*).

В обзорной статье К. А. Тимирязева, написанной в 1915 г., опубликован портрет Дж. Ч. Боса и дан подробный разбор монографии. Статья содержит много иллюстраций. В статье Е. В. Вульфа («Природа», 1927, № 12) также опубликован портрет индийского ученого; подробно излагая его работы, Вульф приводит большое количество фотографий, заимствованных из «Исследований раздражимости растений». Напомним, что в Западной Европе («Nature», 1937, v. 140) очень холодно относились к трудам Дж. Ч. Боса, которые так и не были оценены при жизни автора. *Смп. 139.*

[2] Автор, по-видимому, имеет в виду «*Comparative electrophysiology. A physico-physiological study*». London — New York, Longmans, Green and Co. 1907. *Смп. 139.*

[3] An automatic method for the investigation of velocity of transmission of excitation in *Mimosa*. — Phil. Trans. Roy. Soc., ser. B, 1913, v. 204, p. 63—97. *Смп. 140.*

[4] Дж. Ч. Бос во всех работах по явлению движения листа в ответ на внешнее воздействие употребляет термин «механический ответ листа» (*mechanical response*). Сам процесс движения листа имеет не механическую, а физиологическую природу. *Смп. 142.*

[5] О тургоре и его роли в движении растений см. обзорные статьи в «*Handbuch der Pflanzenphysiologie*», Her. W. Ruhland, Bd. 11, Berlin, 1956. *Смп. 143.*

[6] В последнее время сокращение мышц подробно изучается с применением электронной микроскопии: «Вопросы электронной микроскопии тканей». ИЛ, 1959; «Современные проблемы биофизики», т. 2. ИЛ, 1961. *Смп. 143.*

[7] О современных представлениях см. «*Handbuch der Pflanzenphysiologie*», Bd. II, Berlin, 1956. *Смп. 143.*

[8] См.: Hofmeister Jahresschritte des Vereins für Vater. — «*Naturkunde in Württemberg*», 1874, S. 211.

О сокращении протоплазмы при воздействии внешних факторов, а также об остановке кругового течения при возбуждении см.: Д. А. С а б и н н. Физиологические основы питания растений. Изд-во АН СССР, 1959; Л. Г е й л ь б р у н. Динамика живой протоплазмы.

ИЛ, 1957; Н. Камия. Движение протоплазмы. ИЛ, 1962; И. И. Гунар, А. М. Синюхин. Влияние токов действия на круговое движение протоплазмы клеток нителлы (*Nitella flexilis*).— «Изв. ТСХА», 1960, № 3, стр. 7—17; А. М. Синюхин, Л. Г. Назарова. О передаче ритмических изменений скорости движения протоплазмы под влиянием набегающей волны возбуждения.— Докл. АН СССР, 1961, т. 129, № 1, стр. 198—201. Стр. 143.

[9] Под термином «чувствительные растения» обычно понимают группу растений типа мимозы или десмодиума, у которых наблюдается движение листьев и других органов под влиянием внешних воздействий. Однако многие растения, не характеризующиеся двигательной активностью, могут иметь значительно более высокую чувствительность к отдельным внешним факторам (свет, температура и т. д.), чем так называемые «чувствительные растения». Дж. Ч. Бос подробно освещает в IV главе «Исследования раздражимости растений» искусственность деления на чувствительные и обыкновенные растения. Стр. 147.

[10] Аналогия между сократительными тканями животных и растений обнаружена Энгельгардтом и Любимовой при биохимических исследованиях (В. А. Энгельгардт и М. Н. Любимова. К механо-химии мышц.— Биохимия, 1942, т. 7, вып. 5—6), а впоследствии установлена важная роль аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) в осуществлении двигательной функции организма. Было открыто ферментативное действие сократительного белка мышцы на АТФ, в результате чего высвобождаются макроэргические связи АТФ с преобразованием в энергию механического движения. При дальнейшем изучении различных форм движения были найдены принципиально подобные биохимические процессы в движениях сперматозоидов, простейших одноклеточных животных, клеточном делении, движении жгутиков, моторной активности миксомицетов, мимозы и других растений. Стр. 157.

[11] Замечание Дж. Ч. Боса имеет принципиальное значение.

Во время написания монографии «Исследования раздражимости растений» было широко распространено идеалистическое представление о раздражимости растений (см. статью во втором томе). Дж. Ч. Бос четко сформулировал задачу своего исследования: найти материалистическое единство ответных реакций живого и неживого. У Дж. Ч. Боса при изучении явлений возбуждения растительных тканей был глубоко физиологический подход, правильность которого подтверждена историей. Стр. 158.

[12] Для измерения биоэлектрических потенциалов необходимо использовать неполяризующиеся электроды, например каломельные или хлорсеребряные. См. подробнее в кн.: «Биофизические методы исследований». Под ред. Б. Н. Тарусова. ИЛ, 1956; И. И. Гунар, А. М. Синюхин. Электрофизиологическая характеристика раздражимости растений. Сообщение 1. Основные понятия, история вопроса и методы исследования.— «Изв. ТСХА», 1959, № 4, стр. 7—22. Стр. 161.

[13] Со времени К. Линнея и даже ранее считалось, что растения — нечувствительные организмы. Этого же мнения придерживался Ламарк, который писал: «Раздражимость во всех или известных частях есть наиболее общий признак животных; она имеет более общий характер, чем способность производить волевые движения, чувствовать и даже переваривать пищу. Напротив, все растения, не исключая даже мимоз и тех, что при первом прикосновении или первом дуновении ветерка начинают двигать некоторыми своими частями, лишены раздражимости» («Философия зоологии», т. I. Изд-во АН СССР, 1935, стр. 84—85). Необходимо отметить, что иного мнения придерживались русские философы и естествоиспытатели. В частности, А. Н. Радищев писал: «... растение есть существо живое, а может быть, и чувствительное (да не остаивомся при словах!), но чувствительность сия есть другого рода, может быть, одна токмо раздражимость. . . Хотя в растениях чувствительность не явна (и самая чувствительница [мимоза].— *Ред.*) из сего не исключается), но согласиться нельзя, чтобы обращение соков действовало в них по простым гидростатическим правилам. В них существует истинная жизнь». Продолжая эту мысль, Радищев отмечает: «. . . сила растительная, расширяя. . . свою энергию, переходит помалу в раздражительность, а из себя в чувствительность» (А. Н. Радищев. Полн. собр. соч., т. 2, 1941, стр. 46, 110, 103 и 86). Стр. 162.

[14] В оригинале — «apex time». Стр. 166.

[15] Зависимость возбудимости растений от возраста и сроков вегетации подробно изучена Леваковским (1867). В частности, им установлено, что проведение раздражения у растений в очень большой степени зависит от условий освещенности, температуры, а также от общефизиологического состояния организма и характера протекающих в нем процессов (Н. Леваковский. О движении раздраженных органов растений. Харьков, 1867). Стр. 171.

[16] Под термином «диффузное раздражение» Бос имеет в виду проведение возбуждения по неспециализированным тканям без анализа самого механизма проведения. Стр. 173.

[17] О распространяющемся возбуждении у высших растений см.: Лоу Чень-хо. О передаче раздражения электрическим током у растений. «Журнал общей биологии», 1958, т. 19, № 5, стр. 329—337; И. И. Гунар, А. М. Синюхин. Распространяющаяся волна возбуждения у высших растений. — ДАН СССР, 1961, т. 142, № 4, стр. 954—956. Важно подчеркнуть, что токи действия обнаружены у таких высших растений, как тыква, огурцы и т. п. Они наблюдаются у водорослей и грибов («The Journal of General Physiology», 1944, v. 28, p. 17—22, 23—36, 37—42). Более того, как свидетельствуют эти работы, токи действия у обычных высших растений являются носителями информации об изменениях в окружающей внешней среде. Под влиянием токов действия происходят остановки кругового течения протоплазмы, изменения газового обмена в листьях и т. п.

Величина токов действия у различных растений не одинакова. Так, у мимозы (*Mimosa pudica*) она составляет 60—100 мв, у биофитума (*Biophytum sensitivum*) — 40—60 мв, росянки (*Drosera rotundifolia*) — 60—120 мв, у венериной мухоловки (*Dionaea muscipula*) — 60 мв (K. U m r a t h. Elektrophysiologische Phänomene. — «Handbuch der Pflanzenphysiologie», Bd. II, Berlin, 1956. Стр. 175.

[18] В оригинале «staircase increase». Стр. 196.

[19] Ритмические серии токов действия описаны для растений при воздействии веществ высокой физиологической активности (Р. А. Хубутя, Л. А. Царева. Характеристика токов действия, возникающих под влиянием физиологически активных веществ в одиночной растительной клетке. Физико-химические основы происхождения биопотенциалов и их роль в функциях. МОИП, 1961; B. J. Scott. Austral. J. of Biol. Sci., v. 10, N 2, 1957; I. S. Jenkins. Austral. J. of Biol. Sci., v. 15, N 1, 1962; B. J. Scott. Ann. New York Acad. Sci., 1962, v. 98, N 4, p. 753—1326). Стр. 198.

[20] К. А. Тимирязев очень высоко оценил этот вывод. Безусловно, все как простые, так и самые сложные реакции в растительных организмах выработаны в процессе эволюции (К. А. Тимирязев. Сочинения, т. 8, Сельхозгиз, 1939). Стр. 199.

[21] В оригинале — «expansion». Стр. 200.

[22] В настоящее время ритмику электрофизиологической активности рассматривают в свете учения Введенского — Ухтомского о лабильности тканей (см. А. М. Синюхин, Л. А. Царева. О чередовании местных и распространяющихся возбуждений. — Изв. ТСХА, 1963, № 3). Стр. 202.

[23] В оригинале — «cumulative action». Стр. 214.

[24] При помощи микрозлектродной техники удалось несколько подробнее исследовать клетки, которые способны распространять токи действия. У клеток черешка *Mimosa pudica* имеется определенная связь между потенциалом покоя и потенциалом действия. Токи действия наиболее отчетливо регистрируются в некоторых клетках флоэмы и протоксилемы. У этих клеток потенциал покоя в среднем равен около 160 мв. В клетках с малым потенциалом покоя наблюдается небольшое изменение потенциала, связанное, по-видимому, с электротоническим изменением. Стр. 238.

[25] В опытах Хаберландта ткани обрабатывались кипящей водой. См. Ч. Дарвин. Сочинения, т. 7. Изд-во АН СССР, 1948. Стр. 252.

[26] При анализе процессов возбуждения растительных тканей Дж. Ч. Бос нередко употребляет термины «сильное растение», «свежий образец» и т. п. Бос по образованию физик, хотя и слушал лекции Френсиса Дарвина, который вместе с отцом экспериментировал по движению растений. Вместе с тем в те дни еще не было точной физиологической терминологии для обозначения состояния листовой подушечки и целого растения, с которыми Бос ставил опыты. Бос этими терминами визуально характеризует морфологическое состояние растения, которое используется для опыта. Отметим, что термины «свежий» и «несвежий нерв» широко используются в научной литературе в настоящее время. *Смр.* 253.

[27] K. V i n e s. «Arbeiten des Bot. Institutes in Würzburg», B. II. 1878, S. 142. *Смр.* 254.

[28] В. Кюне выполнены крупные исследования по сетчатке и мышечному веретену. Им введен термин «зрительный пурпур» (R. G r a n i t. *Sensory mechanisms of the retina*. London, 1947) и проведены подробные спектроскопические работы (W. K ü h n e. *Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln*. — *Virchows Arch.*, Bd. 27, 1863, S. 508—533; о н ж е. *Die Muskelspindeln*. Там же, Bd. 28, 1863, S. 528—538; о н ж е. *Ueber die Darstellung von Optogrammen im Froschauge*. — *Unters. Physiol. Inst. Heidelberg*, 1877—1878, Bd. 1, S. 225—241; о н ж е. *Chemische Vorgänge in der Netzhaut*. — *Hermanns Handb. d. Physiol.*, 1879, Bd. 3, S. 235—242). Анализ работ Кюне в свете современных достижений см. в сводке: Р. Г р а н и т. Электрофизиологическое исследование рецепции. ИЛ. 1957. См. комментарий к «Реакции в живом и неживом» [21]. *Смр.* 254.

[29] Опыты с «блоками» анализировались многократно (см. М. Б р е й з ъ е. Электрическая активность нервной системы. ИЛ, 1955; Д. Н. Н а с о н о в. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. Изд-во АН СССР, 1959; И. И. Г у н а р, А. М. С и н ю х и н. Влияние токов действия на круговое движение протоплазмы клеток нителлы (*Nitella flexilis*). — «Изв. ТСХА», 1960, № 3, стр. 7—17). Выводы Дж. Ч. Боса подтвердились. *Смр.* 255.

[30] В этом направлении выполнены крупные исследования: Б. Ф. В е р и г о. О действии на нерв гальванических токов, прерывистых и непрерывных. СПб., 1888. *Смр.* 259.

[31] Проведая серию опытов, Дж. Ч. Бос пришел к заключению, что «проведение возбуждения в растении есть процесс, сходный в своей основе с тем, который имеется у животных. В обоих случаях он обусловлен распространением изменений протоплазмы» (стр. 266). Этот вывод имеет принципиальное общепрофизиологическое значение. Действительно, физиологи и биофизики в многочисленных исследованиях подтвердили это заключение. Токи действия растительной и животной клетки имеют глубокое физико-химическое единство. Многие явления были первоначально изучены на растительной клетке, а затем уже установлены и исследованы на нервных образованиях (К. С. C o l e, Н. L. C u r t i s. *J. Gen. Physiol.*, 1938, v. 22, p. 37; «Nature», 1938, v. 142, p. 209; И. А. О з о л и н а. Роль двухвалентных катионов в возбуждении растительной клетки. — «Докл. ТСХА», 1963, вып. 94, стр. 205—211).

О единстве распространяющихся возбуждений в животных и растительных тканях теперь уже нет дискуссий. В настоящее время подробно исследуется сам механизм проведения возбуждения клетками растений под влиянием электрических раздражений, которые вызывают возникновение обычных распространяющихся потенциалов действия по закону «все или ничего». По мнению Б. Катца, «такие потенциалы напоминают потенциалы действия в аксонах» («Природа нервного импульса». — Сб. «Современные проблемы биофизики», т. 2. ИЛ, 1961). Далее Катц пишет: «По-видимому, возникновение этих потенциалов обуславливается аналогичными механизмами и связано с изменениями проницаемости». Подобные замечания мы встречаем в работе Н. Тасаки «Передача нервного импульса» (ИЛ, 1959). *Смр.* 266.

[32] Повышение чувствительности растений к факторам внешней среды зависит от филогенетических причин. В отдельных случаях чувствительность рецепторов у растений значительно выше чувствительности соответствующих рецепторов животных. Так, чувствительность колеоптиля к свету во много раз выше чувствительности глаза человека, очень

высока чувствительность корня к химическому воздействию и т. п. («Photoperiodism and related phenomena in plants and animals». Ed. by R. B. Withrow, Washington, 1959). *Смр.* 297.

[33] *См.* Reymond E. Du Bois. Untersuchungen über thierische Elektrizität. Berlin, 1849. *Смр.* 300.

[34] Говоря о фибриллированных (fibrillated) и нефибриллированных (infibrillated) клетках, Дж. Ч. Бос пытается связать наблюдаемые феномены со структурными особенностями протоплазмы. Конечно, в то время цитология не располагала полными знаниями о специфике различных клеток. Возбудимость клеток зависит от особенностей строения, а также общих свойств протоплазмы (проницаемость, избирательность и т. п.). *Смр.* 310.

[35] W. Biedermann. *См.* комментарий к «Реакции в живом и неживом» [8]. *Смр.* 311.

[36] V. Gotch. Philos. Trans., 1888, v. 179, p. 329—363; 1896, v. 187, p. 347—407; J. S. Macdonald. Proc. Roy. Soc., A, 1900, v. 67, p. 310—315. *Смр.* 319.

[37] В наших опытах ритмическое сокращение листьев биофитума наблюдалось под влиянием 2,4-Д, а листьев десмодиума — под влиянием светового раздражения. *Смр.* 321.

[38] Этот пример является хорошей иллюстрацией превращения местной реакции в распространяющуюся под влиянием увеличения силы раздражения. К сожалению, в физиологии растений еще очень мало работ, в которых прослеживается превращение местной реакции в распространяющуюся. Между тем эти вопросы имеют большое теоретическое и практическое значение (например, в фитопатологии и при обработке веществами высокой физиологической активности). *Смр.* 330.

[39] T. W. Engelmann. Pflüg. Arch. ges. Physiol., 1872, v. 6, p. 97—157. W. Biedermann. — *см.* комментарий [5] к «Реакции в живом и неживом». *Смр.* 332.

[40] M. Vergog. — *см.* комментарий [25] к «Реакции в живом и неживом». *Смр.* 334.

[41] О законе «все или ничего» *см.*: Д. Н. Насонов. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. Изд-во АН СССР, 1959. *Смр.* 346.

[42] Превращение периодических спонтанных движений у растений в аperiodические подробно разбираются Дж. Ч. Босом. Этой главе «Исследований раздражимости растений» большое внимание уделил К. А. Тимирязев, который дал подробный реферат и отметил ее важное значение в свете эволюционного учения (К. А. Тимирязев. Сочинения, т. 8. Сельхозгиз, 1939). К. А. Тимирязев особенно подчеркнул принципиальное значение изложенных фактов у Дж. Ч. Боса для борьбы с витализмом. *Смр.* 352.

[43] О современных исследованиях по сердечной мышце *см.*: М. Г. Удельнов. Нервная регуляция сердца. Изд. МГУ, 1961. *Смр.* 359.

[44] О зависимости ритмики процессов от физиологического состояния растений *см.*: Э. Бюнинг. Ритмы физиологических процессов. ИЛ. 1959. В вводной статье И. И. Гунара приведена современная литература по этому вопросу. *Смр.* 375.

[45] Действие эфира на раздражительность растений рассматривается в статье Лоу Чень-хо «О передаче раздражения электрическим током у растений» («Журнал общей биологии», 1958, т. 19, № 5, стр. 329). *Смр.* 389.

[46] В оригинале «exaltation». *Смр.* 393.

[47] Автор, видимо, имеет в виду «Comparative electro-physiology. A physico-physiological study». London — New York, Longmans, Green and Co, 1907. *Смр.* 404.

СОДЕРЖАНИЕ

РЕАКЦИЯ В ЖИВОМ И НЕЖИВОМ

Предисловие	10
<i>Глава I. Механический ответ живых существ</i>	
Механический ответ — Различного рода раздражители — Миограф — Характеристики ответной кривой: период, амплитуда, форма — Видоизменение ответных кривых . . .	11
<i>Глава II. Электрический ответ</i>	
Условия для получения электрического ответа — Метод повреждения — Ток повреждения — Поврежденный конец — купроидный, неповрежденный — цинкоидный — Ток ответа в нерве от более возбужденного к менее возбужденному концу — Трудности настоящей терминологии — Электрический регистратор — Два типа ответа — положительный и отрицательный — Универсальное применение электрического метода ответа — Электрический ответ как критерий физиологической активности — Электрический ответ в растениях	14
<i>Глава III. Электрический ответ в растениях — Метод отрицательного изменения</i>	
Отрицательное изменение — Регистратор ответа — Фотографический регистратор — Компенсатор — Способы градуирования интенсивности раздражителя — Прерывающийся и торзионный вибраторы — Интенсивность раздражителя, зависящая от амплитуды вибрации — Эффективность раздражителя, зависящая от скорости.	22
<i>Глава IV. Электрический ответ в растениях — Метод блока</i>	
Метод блока — Преимущества этого метода — Ответ растения — Физиологическое явление — Уничтожение ответа анестетиками и ядами — Уничтожение ответа, когда растение убивается горячей водой	29
<i>Глава V. Ответ растения на действия одиночного и суммарного раздражителя</i>	
Действие одиночного раздражителя — Суммирование раздражений — Дополнительный эффект — Ступенчатый эффект — Утомление — Отсутствие утомления при достаточном интервале между раздражителями — Утомление при увеличении частоты раздражения — Утомление при продолжительном раздражении	34
<i>Глава VI. Ответ растений — Двухфазное изменение</i>	
Двухфазное изменение — Положительное последствие и положительный ответ — Радиальное изменение ЭДС	40
<i>Глава VII. Ответ растения — Связь между раздражителем и ответом</i>	
Увеличение ответа при увеличении раздражителя — Явное уменьшение ответа при чрезмерно сильном раздражителе	44
<i>Глава VIII. Ответ растения — Изменение под влиянием температуры</i>	
Действие очень низкой температуры — Влияние высокой температуры — Определение точки гибели растения — Увеличенный ответ как последствие изменения температуры — Гибель растения и уничтожение ответа под влиянием пара	49

<i>Глава IX. Ответ растения — Действие анестетиков и ядов</i>	
Влияние анестетиков как тестов прижизненного характера ответной реакции — Действие хлороформа — Действие хлорала — Действие формалина — Метод, в котором ответ не затрагивается изменением сопротивления — Преимущество метода блока — Действие дозы	57
<i>Глава X. Ответ в металлах</i>	
Имеется ли ответ в неорганических веществах? — Опыт на олове, метод блока — Аномалия существующей терминологии — Ответ методом подавления — Ответ методом повышения	63
<i>Глава XI. Неорганический ответ — Видоизмененный аппарат для выявления ответа в металлах</i>	
Условия получения количественных измерений — Видоизменение метода блока — Вибрация элемента — Применение раздражителя — Градуировка интенсивности раздражителя — Соображения, показывающие, что электрический ответ обуславливается молекулярным нарушением — Проверочный эксперимент — Молекулярный гальванический элемент	71
<i>Глава XII. Неорганический ответ — Методы, обеспечивающие постоянные результаты</i>	
Приготовление проволоки — Действие одиночного раздражителя	77
<i>Глава XIII. Неорганический ответ — Молекулярная подвижность: ее влияние на ответ</i>	
Действия молекулярной инерции — Увеличение периода восстановления при перенапряжении — Молекулярная модель — Уменьшение молекулярной медлительности, сопровождаемое ускоренным восстановлением и повышенным ответом — Влияние температуры — Видоизменение латентного периода и периода восстановления действием химических реагентов — Двухфазное изменение	80
<i>Глава XIV. Неорганический ответ — Утомление, ступенчатый и видоизмененный ответ</i>	
Утомление в металлах — Утомление при непрерывном раздражении — Ступенчатый эффект — Противоположные ответы, вызванные молекулярным изменением в нерве и металле, и их превращение в нормальные после непрерывного раздражения — Увеличенный ответ после непрерывного раздражения	89
<i>Глава XV. Неорганический ответ — Связь между раздражителем и ответом — Наложение раздражителей</i>	
Связь между раздражителем и ответом — Магнитная аналогия — Усиление ответа с увеличением раздражителя — Порог ответа — Суммирование раздражений — Гистерезис	98
<i>Глава XVI. Неорганический ответ — Действие химических реагентов</i>	
Действие химических реагентов — Действие на металлы стимулирующих средств — Действие на металлы угнетающих средств — Действие «ядов» на металлы — Противоположный эффект больших и малых доз	103
<i>Глава XVII. Световой раздражитель и токи сетчатки</i>	
Зрительный импульс: 1) химическая теория; 2) электрическая теория — Токи сетчатки — Нормальный положительный ответ — Неорганический ответ при раздражении светом — Типичный опыт по электрическому эффекту, вызванному светом	108
<i>Глава XVIII. Неорганический ответ — Влияние различных условий на ответ при раздражении светом</i>	
Эффект температуры — Эффект увеличения продолжительности экспозиции — Связь между интенсивностью света и величиной ответа — Послеосцилляции — Ненормальные эффекты: 1) предварительное отрицательное сокращение; 2) изменение знака ответа; 3) временное положительное сокращение при выключении света; 4) снижение и изменение знака ответа — Выводы	115

Глава XIX. Зрительные аналогии

Действие короткой экспозиции света — Послеосцилляции — Положительное и отрицательное послеизображения. Бинокулярное чередование зрения — Период чередования, изменяемый физическими условиями — Послеизображения и их восстановление — Подсознательное зрительное впечатление 123

Глава XX. Общий обзор и заключение 130

ИССЛЕДОВАНИЯ РАЗДРАЖИМОСТИ РАСТЕНИЙ

Предисловие 139**Глава I. Очерк о растениях**

Действие окружающей среды на растения — Выявление внутреннего состояния организма по характеру ответной реакции — Проблемы, которые предстоит решить — Электрический ответ — Механический ответ — Орган движения у *Mimosa pudica* — Ответ у растения и животного — Различные фазы ответного движения — Графическая регистрация — Определение абсолютного движения листа и его временные соотношения — Специфичность воздействия разных факторов на кривую ответа — Особые трудности регистрации ответа у растений 141

Глава II. Резонирующий регистратор

Преимущества прерывистого контакта при регистрации — Два типа аппаратов: колеблющийся регистратор и резонирующий регистратор — Зуммер и вибратор — Точная настройка — Регистраторы со стандартной частотой — Пластика и часовой механизм — Хронограмма самой записи — Пластика с закопченной поверхностью и ее фиксация — Регулировка писчика — Записи с постоянным и прерывистым контактами 148

Глава III. Методы раздражения

Разные методы раздражения растений: механические, химические, термические и электрические — Трудности, связанные с количественной характеристикой раздражения — Прямое и не прямое раздражение — Идеальные способы раздражения — Электро-термическое раздражение — Раздражение постоянным током — Раздражение разрядом конденсатора — Неполаризующиеся электроды — Прямое, межэлектродное и внеэлектродное раздражение — Раздражение ударом индукционного тока — Действия замыкательного и размыкательного ударов — Возбуждение при тетанизирующем ударе . . . 157

Глава IV. Временные соотношения ответного движения и стандартизация раздражений

Латентный период у *Mimosa* — Время, необходимое для достижения максимального ответа — Скорость ответного движения листа — Влияние интенсивности раздражения, утомления и температуры — Периодический отсчетчик — Соотношение во времени ответа и восстановления — Влияние времени года — Ответ *Biophytum* — Ответ *Neptunia* — Произвольное различие между чувствительными и обыкновенными растениями — Дифференциальный ответ у *Mimosa* — Ответы обычных растений — Универсальная чувствительность растений — Стандартизация раздражителей — Максимальный и минимальный раздражители — Чрезвычайная чувствительность *Mimosa* 166

Глава V. Эффект суммации; влияние нагрузки, температуры и силы раздражения

Большая возбуждающая эффективность размыкательного удара — Эффект суммации раздражения — Количественное сравнение эффектов суммации — Действие нагрузки — Измерение работы при разных нагрузках — Мощность — Термическая камера — Действие температуры — Влияние увеличения силы раздражения на ответную реакцию . . . 179

Глава VI. Разные типы ответов

Необходимость однотипного раздражения — Периодический стартер — Автоматический возбудитель — Электролитический выключатель — Прибор для регистрации полного ответа — Фактор тоничности — Однотипные ответы — Утомление при сокращении периода отдыха — Растущее утомление — Чередующееся утомление — Ступенчатость ответа — Объяснение подъема листа при продолжительном раздражении — Ослабление утомления у растений и животных — Ответ при одиночном раздражении и при тетаинизации

188

Глава VII. Действие различных газов на возбудимость у *Mimosa*

Изменение возбудимости, вызванное внезапным изменением света — Исчезновение возбудимости при поглощении воды — Восстановление возбудимости при нанесении глицерина — Стимулирующие, угнетающие и токсические агенты — Явление аккомодации — Стимулирующее действие озона — Действие: углекислого газа, паров спирта, эфира, сероуглерода, светильного газа, хлороформа, аммиака, сероводорода, веселящего газа, двуокиси азота и двуокиси серы

203

Глава VIII. Смертельный спазм у растений

Критерий гибели растения — Исчезновение электрического ответа при гибели — Механический спазм при гибели — Водяная баня для стандартного подъема температуры — Действие на возбудимость внезапного охлаждения или нагревания — Подъем листа при повышении и сокращение листа при понижении температуры — Термомеханическая инверсия в точке гибели — Необходимость стандартизации скорости повышения температуры — Регистрация гибели у *Mimosa* — Исчезновение ответа после смертельного спазма — Постоянство точки гибели у разных образцов — Регистрация гибели у *Desmodium gyrans* и *Vicia Faba* — Смертельный спазм у обычных растений — Электрический спазм гибели — Снижение точки гибели при утомлении и отравлении

212

Глава IX. Определение латентного периода

Трудности точного определения латентного периода — Преимущества резонирующего регистратора — Синхронизация работы камертонного вибратора и резонирующего регистратора — Автоматическое раздражение в определенный момент — Идентичность величины латентного периода при последовательных определениях — Точное определение промежутков времени короче 0,005 сек. — Влияние инерции регистратора на величину латентного периода — Обобщение в таблице величин латентного периода разных экземпляров *Mimosa* — Влияние сезонности на латентный период

219

Глава X. Влияние силы раздражения, утомления и температуры на латентный период

Диффузное раздражение чередующимися ударами — Действие силы раздражения на латентный период — Влияние оптимального состояния растения — Действие утомления — Действие температуры

229

Глава XI. Скорость проведения импульса у растений

Определение проводимого возбуждения посредством электрических изменений — Специальная ткань для проведения возбуждения — Гидромеханическая теория проведения раздражения — Распространение изменения возбужденной протоплазмы — Физиологическая проба — Автоматическая регистрация периода проведения — Условия для получения постоянной скорости — Определение скорости проведения у *Mimosa* — Дифференциальный метод определения скорости — Постоянство результатов — Табличное обобщение данных разных определений скорости — Действие силы раздражения на скорость проведения — Воздействия на субгоническую ткань и на ткань в оптимальном состоянии — Последствие раздражения и увеличение проводимости — Действие оптимального состояния — Нарушающее действие утечки возбуждающего тока — Действие утомления — Влияние температуры — Скорость проведения у *Biophytum* и *Averrhoa* — Направление, предпочтительного проведения

237

Глава XII. Возбудительный характер передаваемого импульса у растений

Гидромеханическая теория — Неубедительность опыта Пфедфера с анестезией и опыта Хабералянда с высокой температурой — Опыт Кюне, показывающий передачу возбуждения от сильного раздражения в нерве при ознобе — Ошибка, вносимая использованием чрезмерно сильных раздражений — Различные полярные эффекты тока при возбуждении — Блок передачи возбуждения при локальном наложении холода — Восстановление нормальной проводимости действием тетанизирующего удара на ткань, парализованную холодом — Электротоническая задержка возбуждительного импульса — Действие различных ядов, блокирующих проведение

252

Глава XIII. Положительный ответ

Два противоположных типа ответа: положительный и отрицательный — Возбудительное сокращение, отрицательное изменение набухания, опускание листа и сопутствующая этому электроотрицательность — Положительный электрический ответ — Положительный, или выпрямляющий, механический ответ — Двойные импульсы при различных формах раздражения — Проявление положительного и отрицательного импульсов у различных растений — Условия для получения положительного ответа — Характеристика положительного импульса — Маскировка и выявление положительного ответа — Законы прямого и косвенного действия раздражений

268

Глава XIV. Полярное действие электрического тока при возбуждении растений

Полярные эффекты в животных тканях — Аномальные реакции у *Protozoa* — Монополярный метод — Коммутатор — Возбуждающее полярное действие у растений — Метод записи — Действие восходящего и нисходящего тока на животных и растениях — Записи, дающие соотношения во времени — Реохорд — Измерение ЭДС и тока — Распределитель напряжения

284

Глава XV. Полярное действие слабого и умеренного токов на различные чувствительные растения

Полярное действие слабого и умеренного тока на 1) листовые пластинки *Mimosa*, 2) листовые пластинки *Biophytum*, 3) листовые пластинки *Neptunia*, 4) листовые пластинки *Averrhoa carambola*, 5) листовые пластинки *Averrhoa bilimbi* и 6) лист первого порядка *Mimosa* — При замыкании слабого тока возбуждение возникает только под катодом — При действии умеренного тока возбуждение появляется под катодом в момент замыкания и под анодом при размыкании — Обобщение результатов в таблице

294

Глава XVI. Противоположное действие катода и анода

Полярное действие тока на пульсацию *Desmodium gyrans* — Уменьшение систолического сокращения при действии анода — Сокращение диастолического расслабления при действии катода — Задержка в момент систолы под катодом при замыкании и диастолическое расслабление под катодом при размыкании — Задержка в диастоле под анодом в момент замыкания и систолическое сокращение под анодом при размыкании — Действие восходящего и нисходящего слабого и сильного токов на нервно-мышечном препарате — Параллельные эффекты на препарате черешок — Листовая подушечка

311

Глава XVII. Влияние температуры на полярное возбуждение и многократное возбуждение постоянным током

Возбуждение проводящей ткани от действия индукционного удара снижается при охлаждении — Повышение возбудимости нерва постоянным током в условиях охлаждения — Возбуждение проводящей ткани у *Mimosa* постоянным током увеличивается при охлаждении и понижается при нагревании — Превращение неэффективных раздражений в эффективные при охлаждении и vice versa — Многократный ответ, вызванный у *Biophytum* при прохождении постоянного тока — Сравнение чувствительности растений и животных — Минимальный ток для возбуждения языка человека — Сравнительно большая чувствительность у *Biophytum*

318

Глава XVIII. Полярные эффекты при сильном токе

- Ненормальные полярные реакции у *Protozoa* — Превращение при сильном токе полярной реакции листа *Mimosa* из типа II в тип III — Дальнейшее превращение в тип IV при еще более сильном токе — Проявление типа III и типа IV в листовых пластинках *Mimosa*, *Biophytum* и *Averrhoa carambola* — Закон полярного действия сильного тока 325

Глава XIX. Изменение полярных реакций при тканевых преобразованиях

- Изменение полярных реакций при изменениях в ткани — Влияние возраста — Последствие умеренного раздражения — Измененный полярный эффект: возбуждение под катодом и под анодом при замыкании; возбуждение под катодом при замыкании и при размыкании и под анодом при замыкании — Общий обзор полярных реакций 334

Глава XX. Многократный и автоматический ответы

- Колеблющийся регистратор — Латентный период у *Biophytum* — Рефрактерный период — Ответ по принципу «все или ничего» — Многократный электрический ответ на одиночное сильное раздражение — Многократный механический ответ на сильные раздражения у *Biophytum* и *Averrhoa* — Продолжительность многократного и автоматического ответов — Переход обычного ответа *Biophytum* в автоматический при избытке накопленной энергии — Переход автоматического ответа *Desmodium* в обычный при исчерпании запасов энергии 343

Глава XXI. Автоматические пульсации у *Desmodium gyrans*

- Активность изолированных листовых пластинок у *Desmodium* — Постоянное внутреннее гидростатическое давление поддерживает однообразные пульсации — Камера для растения — Временные соотношения пульсирующих движений, полученные из точечной записи — Характеристика движений вниз и вверх — Систола и диастола — Таблица, показывающая скорости движения листовых пластинок у *Desmodium* в различных фазах 352

Глава XXII. Влияние гидростатического давления, нагрузки и лигатуры на пульсацию у *Desmodium*

- Действие внутреннего гидростатического давления на пульсацию *Desmodium* — Выпрямление в результате расслабления листовой пластинки при увеличении давления; уменьшение степени систолического сокращения — Уменьшение периода пульсации как результат действия нагрузки — Лигатура Станниуса на бьющемся сердце — Сходное действие лигатуры на пульсацию *Desmodium* — Задержка пульсации при помощи надреза и восстановление ее электрическим ударом 360

Глава XXIII. Влияние раздражения на листовую пластинку *Desmodium*, находящуюся в состоянии бездействия

- Состояние бездействия, вызванное истощением энергии — Возобновление пульсации при световом раздражении — Ответ на раздражение индукционным ударом — Многократный ответ при тетанизации — Определение латентного периода и времени, необходимого для достижения максимума ответа — Рефрактерный период — Действие раздражения на листовую пластинку, находящуюся в субинерционном состоянии — Влияние изоляции на ритмическую активность — Постепенная задержка пульсации в результате истощения запасов энергии — Влияние свежего пополнения энергии 365

Глава XXIV. Влияние электрического раздражения на пульсацию у *Desmodium gyrans*

- Действие электрического удара на листовую пластинку *Desmodium* — Неспособность к тетанусу — Внеочередная пульсация, вызванная электрическим ударом — Относительная эффективность электрического раздражения в фазу диастолы — Эффект проведения возбуждения при нормальной пульсации сердца и пульсации листовой пластинки *Desmodium* — Ускоряющее и тормозящее действие 375

<i>Глава XXV. Влияние температуры на ритмическую пульсацию у <i>Desmodium gyrans</i></i>	
Действие низкой температуры на ритмическую пульсацию сердечной ткани — Сходное действие на пульсацию у <i>Desmodium</i> — Увеличение систолического предела во время охлаждения — Минимальная температура, необходимая для задержки пульсации — Задержка охлаждением с последующим оживлением при нагревании — Увеличение диастолического предела во время нагревания — Влияние повышения температуры на пульсацию сердца лягушки — Сходное влияние на пульсацию у <i>Desmodium</i> — Действие повышения температуры и возвращения к нормальной температуре — Уменьшение систолического сокращения при повышении температуры — Увеличение систолического сокращения при снижении температуры — Постоянная задержка, вызванная тепловыми повреждениями.	379
<i>Глава XXVI. Влияние химических реагентов на автоматическую пульсацию у <i>Desmodium gyrans</i></i>	
Нанесение реагентов в виде газа или жидкости — Влияние тонического состояния организма, силы и длительности нанесения — Действие раствора сахара — Действие спирта — Действие углекислого газа — Действие анестетиков, эфира и хлороформа — Действие сероуглерода — Действие сульфата меди — Действие циннистого калия — Антагонистическое действие кислоты и щелочи на пульсацию сердца и у <i>Desmodium</i> — Сходство реакций ритмической ткани животных и растений	386
<i>Глава XXVII. Общий обзор</i>	394
П Р И Л О Ж Е Н И Я	
От редакции	410
Комментарий	411

Джагдиш Чандра Бос
ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ ПО РАЗДРАЖИМОСТИ
РАСТЕНИЙ

В двух томах
Том I

*Утверждено к печати
Редколлегией серии
«Классики науки»*

Редактор В. Г. Кочанков
Редактор издательства Е. И. Авдусина
Технический редактор Т. В. Полякова

Сдано в набор 17/VI 1964 г. Подписано к печати 24/IX-1964 г.
Формат 70×90^{1/16}. Печ. л. 26,75=31,29 усл. печ. л. 24,9
Уч.-изд. л. 24,9 Тираж 1500 экз. Изд. № 2131.
Тип. зак. № 817. Темплан 1964 г. № 955

Цена 1 р. 95 к.

Издательство «Наука»
Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография Издательства «Наука»
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ДЖУБОН

ИЗБРАННЫЕ
ПРОИЗ-
ВЕДЕНИЯ
ТОМ I



